

SÉRIE A, N° 562

N° D'ORDRE

1290

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Louis-Georges DROIT

PROFESSEUR DE SCIENCES PHYSIQUES ET NATURELLES A L'ÉCOLE LAVOISIER,

DOCTEUR EN MÉDECINE.

1^{re} THÈSE : STRUCTURE ET FONCTIONS DE QUELQUES ORGANES
DE PROTECTION CHEZ LES VÉGÉTAUX.

2^e THÈSE : PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 2⁵ Mars 1908, devant la Commission d'examen.

MM. G. BONNIER. Président.

VÉLAIN
CHATIN } Examineurs.

LILLE

IMPRIMERIE LE BIGOT FRÈRES

25, rue Nicolas-Leblanc, 25

1908

SÉRIE A, N° 562

N° D'ORDRE

1290

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Louis-Georges DROIT

PROFESSEUR DE SCIENCES PHYSIQUES ET NATURELLES A L'ÉCOLE LAVOISIER,
DOCTEUR EN MÉDECINE.

1^{re} THÈSE : STRUCTURE ET FONCTIONS DE QUELQUES ORGANES
DE PROTECTION CHEZ LES VÉGÉTAUX.

2^e THÈSE : PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 2^e Mars 1908, devant la Commission d'examen.

MM. G. BONNIER. Président.

VÉLAIN
CHATIN } Examineurs.



LILLE

IMPRIMERIE LE BIGOT FRÈRES

23, rue Nicolas-Leblanc, 23

1908

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen. P. APPELL, Professeur . . . Mécanique rationnelle.
Doyen honoraire. . . . G. DARBOUX Géométrie supérieure.

Professeurs honoraires { L. TROOST.
 Ch. WOLF.
 J. RIBAN.

	LIPPMANN	Physique.
	BOUTY	Physique.
	BOUSSINESQ	Physique mathématique et Calcul des probabilités.
	PICARD	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
	H. POINCARÉ	Astronomie mathématique et Mécanique céleste.
	Yves DELAGE	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparées.
	Gaston BONNIER	Botanique.
	DASTRE	Physiologie.
	DITTE	Chimie.
	A. GIARD	Zoologie, Évolution des êtres organisés.
	KËNIGS	Mécanique physique et expérimentale.
	VÉLAIN	Géographie physique.
<i>Professeurs</i>	GOURSAT	Calcul différentiel et Calcul intégral.
	CHATIN	Histologie.
	PELLAT	Physique.
	HALLER	Chimie organique.
	JOANNIS	Chimie (Enseignement P. C. N.)
	P. JANET	Physique
	WALLERANT	Minéralogie.
	ANDOYER	Astronomie physique.
	PAINLEVÉ	Mathématiques générales.
	É. HAUG	Géologie.
	TANNERY	Calcul différentiel et Calcul intégral.
	RAFFY	Application de l'Analyse à la géométrie.
	HOUSSAY	Zoologie.
	LE CHATELIER	Chimie.
	N.	Chimie biologique.
	N.	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparées.
	N.	Physique.
	PUISEUX	Mécanique et Astronomie.
	LEDUC	Physique.
	HADAMARD	Calcul différentiel et Calcul intégral.
<i>Professeurs adjoints</i> {	MATRUCHOT	Botanique.
	MICHEL	Minéralogie.
	DAGUILLON	Botanique.
	BOUVEAULT	Chimie organique.
	BOREL	Théorie des fonctions.
	G. PRUVÔT	Anatomie compliquée.
	CAULLERY	Zoologie. Evolution des êtres organisés.

Secrétaire. A. GUILLET.

A Monsieur GASTON BONNIER,

MEMBRE DE L'INSTITUT,

PROFESSEUR A LA SORBONNE.

Hommage respectueux

et témoignage de vive reconnaissance.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552825_0033

STRUCTURE ET FONCTIONS

DE

QUELQUES ORGANES DE PROTECTION

CHEZ LES VÉGÉTAUX

INTRODUCTION

Je me suis proposé, dans ce travail, l'étude d'un certain nombre de feuilles modifiées, généralement considérées seulement comme des organes de protection envers les autres feuilles, qui se trouvent enveloppées pendant leur croissance par ces organes foliacés.

Je me suis demandé s'il ne serait pas possible, soit par l'étude anatomique, soit par des recherches expérimentales et physiologiques, de rechercher si ces organes dits de protection ne jouent pas aussi un autre rôle utile à la plante ou tout au moins au bourgeon soit floral soit foliaire qui se développe à leur intérieur puis au-dessus de ces organes protecteurs.

Les folioles de l'involucre des capitules, les calicules de certaines fleurs, les écailles extérieures des bourgeons des arbres ont-ils un rôle assimilateur capable d'exercer une influence notable sur l'évolution ultérieure des organes qu'ils entourent ? Le rôle protecteur est-il uniquement limité à l'atténuation des influences climatiques, ou s'applique-t-il dans certains cas à une protection contre une transpiration trop intense ? Autant de questions qui à ma connaissance n'ont pas été résolues d'une manière suffisamment nette par les différents auteurs et au sujet desquelles je n'ai pas trouvé de recherches spéciales assez précises.

Les divisions de cette étude répondent simplement aux quelques catégories de feuilles modifiées dont j'ai entrepris la description.

J'ai étudié d'abord les involucre des capitules au sujet desquels je me suis limité aux types *Eryngium*, *Dipsacus*, *Knautia*, *Scabiosa*. J'examine ensuite les pièces extérieures au calice de certaines fleurs et dont l'ensemble est le plus souvent désigné sous le nom de calicule, en prenant comme exemple particulier plusieurs espèces des familles des *Malvacées* et des *Cistinées*. Je termine enfin par quelques remarques et quelques expériences faites en vue de préciser le rôle des écailles extérieures des bourgeons de certains arbres et arbustes.

Ce travail a été fait au Laboratoire de Botanique de la Sorbonne, sous la bienveillante direction de M. le Professeur Gaston BONNIER, dont les encouragements et les conseils m'ont été si précieux. Qu'il me soit permis de lui en exprimer ici toute ma gratitude.

CHAPITRE PREMIER

INVOLUCRES DE QUELQUES CAPITULES

§ 1. — *Eryngium campestre*.

1° Structure.

La tribu des *Eryngiées*, appelée aussi des *Saniculées*, se distingue dans la Famille des *Ombellifères* par une tendance de l'inflorescence à former des capitules analogues à ceux des *Composées*. J'ai pris comme type dans ce groupe l'*Eryngium campestre* dont l'involucre synthétise assez bien toutes les particularités du groupe.

Morphologie externe de l'inflorescence. — Le capitule d'*Eryngium* se présente comme une masse globuleuse (fig. 1 et 2) au'our de laquelle on remarque d'abord un involucre formé d'une couronne de bractées longues et épineuses (b_1) ordinairement au nombre de six et au milieu de laquelle se trouve un ensemble formé de fleurs situées à l'aisselle de ces bractées externes et d'autres internes plus petites et terminées en piquant (b_{11}). Comme le montre la coupe de la fig. 2, il n'y a pas à proprement parler de réceptacle commun, la tige florale est à peine renflée, et son extrémité se termine en pointe. Tout autour s'enroulent en une spire serrée les bractées internes et leurs fleurs sessiles.

Un examen un peu plus approfondi de ce capitule montre que les premières bractées ne sont pas en réalité parfaitement homologues. La fig. 1 reproduit aussi exactement que possible l'aspect du capitule séparé de sa tige et vu en dessous. On peut voir dans la coupe de cette tige (t) et bien que le grossissement soit assez faible, le tissu médullaire très développé et des ilots de sclérenchyme tout à fait caractéristiques. J'en retiendrai spécialement la forme nette-

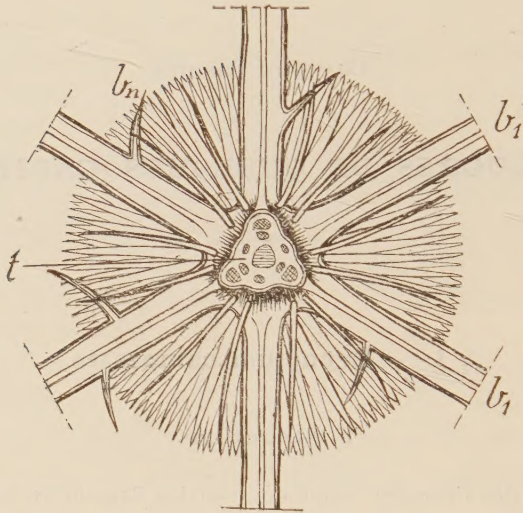


Fig. 1. — Capitule d'*Eryngium campestre*, vu en dessous : *t*, coupe de la tige ; *b₁*, et *b₁'*, bractées primaires ; *b_n*, bractées secondaires. Gr. = 3.

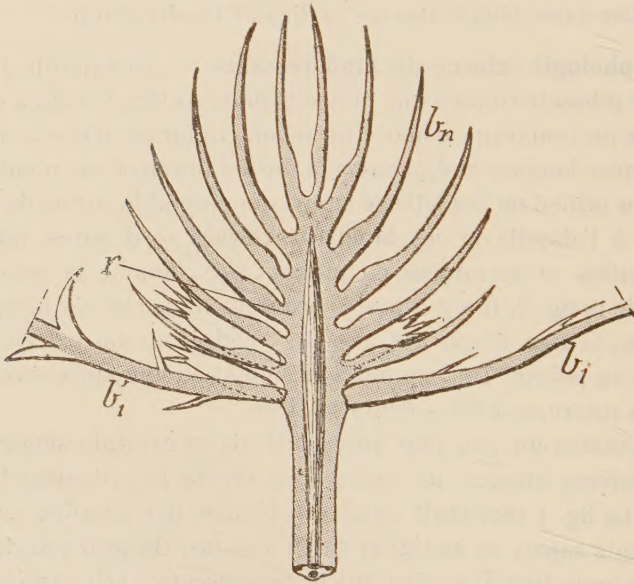


Fig. 2. — Capitule d'*Eryngium campestre*. Coupe méridienne : *r*, coupe du réceptacle ; *b₁*, et *b₁'*, bractées primaires ; *b_n*, bractées secondaires. Gr. = 3,

ment subtriangulaire de cette coupe et l'évidence avec laquelle trois des grosses bractées (b_1) correspondent aux trois sommets du triangle qu'elles continuent par leur nervure médiane.

Les autres bractées (b'_1) paraissent former un verticille plus interne, et leurs nervures médianes correspondent aux cannelures secondaires de la tige. Il y aurait donc en réalité deux couronnes de trois bractées de premier ordre chacune.

Je dois reconnaître que tous les capitules ne reproduisent pas identiquement cette forme; chez certains, la sixième bractée est à peine plus développée que les centrales; d'autres en présentent une septième aussi grande que les premières, mais on reconnaît vite qu'il y a là seulement des anomalies de même ordre que celle que l'on rencontre dans toute description un peu détaillée d'espèces végétales et qui ne peuvent, en aucune façon, infirmer un plan général de structure. Ces exceptions m'ont paru, d'ailleurs, liées à l'origine des échantillons; réduction pour ceux provenant de sols pauvres, développement plus grand pour ceux provenant de terrains plus favorisés.

BRACTÉES EXTERNES. — La forme de ces bractées présente des variations de même importance et probablement de même origine que les précédentes anomalies. La fig. 3 représente la disposition qui se rencontre le plus généralement. Il m'a paru intéressant de reproduire à côté (fig. 4) une des feuilles provenant du même pied que la bractée.

On peut trouver entre ces deux parties une similitude réelle et cela malgré de notables différences, mais qui n'en demeurent pas moins d'ordre secondaire: Les deux organes sont sessiles et engainants et leur base est munie de deux expansions de nature évidemment stipulaire ($s.$). A la suite, une portion légèrement rétrécie rappelle le pétiole ($p.$); elle s'élargit ensuite en un véritable limbe ($l.$).

Une des anomalies les plus fréquemment observées sur les bractées de plantes recueillies sur un sol particulièrement ingrat, est la disparition à peu près complète de toutes les ramifications du limbe, lequel se trouve réduit à une lame unique rubanée et lancéolée, souvent terminée par une seule pointe et manquant souvent aussi des deux pointes stipulaires ($s.$) de la base: je me

hâte de dire que, dans ce cas, la nervation de ces échantillons demeure ramifiée et nullement parallèle.

Cependant, cette déformation trop constante dans ces échantillons pour être forfuite, rapprochée de la symétrie trimère constatée dans le pédicelle et la base du réceptacle dans un paragraphe précédent (Voir p. 9 et fig. 1) fait songer à la structure de ces *Eryngium* américains décrits par DECAISNE (1). Ces végétaux présentent de longues tiges florales élancées portant de riches et

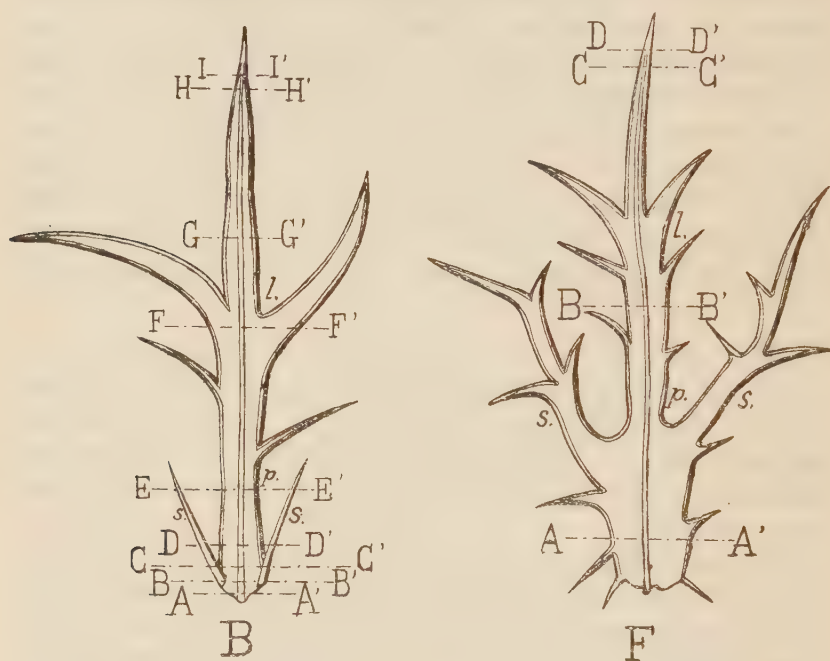


Fig. 3 et 4. — *Eryngium campestre* : B, bractée primaire; F, feuille engainante; s, stipule; p, portion pétiole; l, portion limbaire. Gr. = 3 et 3/2.

élégantes inflorescences, des feuilles *simples*, *engainantes*, de grande longueur et *rectinerviées* et qui pour DELAROCHE seraient l'équivalent de la nervure moyenne des feuilles de nos *Eryngium* indigènes. Ajoutons que leurs inflorescences n'ont pas d'involucres. Les caractères de convergence de ces *Eryngium* avec les Monocotylédones sont manifestes, et l'on peut se demander si les dispositions signalées

(1) Decaisne : B. de la Soc. Bot., t. XX, p. 49.

ci-dessus dans nos espèces européennes n'impliquent pas une certaine ressemblance de ces végétaux avec les Monocotylédones.

BRACTÉES INTERNES. — Leurs dimensions sont très réduites par rapport aux autres et leur forme est beaucoup plus simple. Elle est reproduite dans la fig. 5. On peut remarquer le grand développement de la gouttière formée par la gaine, qui est destinée à abriter la fleur puis le fruit, et leur terminaison rapide en pointe. Elles peuvent être considérées comme des homologues des bractées premières dans lesquelles la partie limbale aurait avorté.

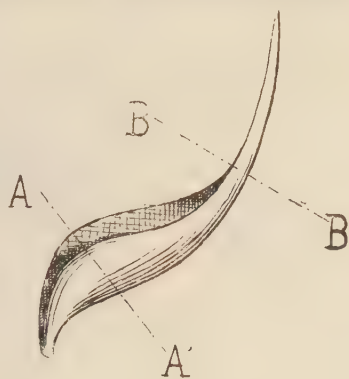


Fig. 5. — *Eryngium campestre* : Bractée secondaire (*bn*); *AA'*, gaine; *BB'*, pétiole. Gr. = 4.

Anatomie microscopique.

BRACTÉES EXTERNES. — Leur structure a été étudiée sur des coupes transversales effectuées dans la longueur de ces bractées à des niveaux différents, précisés dans la fig. 3 : *AA'*, *BB'*, *CC'*, *DD'*, à la base, dans la région qui correspond à la gaine ou aux stipules de la bractée ; *EE'* dans la région moyenne ou pétioilaire ; *FF'* dans la région limbale, au point où commence la ramification, *GG'* dans la région distale du limbe, *HH'*, *II'* vers le sommet, cette dernière presque dans le piquant terminal.

Les caractères communs à ces coupes sont assez nombreux et assez nets pour mériter de nous arrêter un instant.

Les épidermes sont fortement épaissis par une cuticule, surtout du côté externe ou inférieur.

On observe un grand développement du tissu de soutien ou stéréome constitué par du sclérenchyme.

Adoptant la classification de M. DANIEL (1) il apparaît sur toutes

(1) L. Daniel. *Thèse*. Paris, 1890. — M. Daniel classe les stéréomes en *hypodermiques* quand ils adhèrent au tégument, *fasciculaires* annexés aux faisceaux, *médians* quand ils se trouvent dans les parenchymes.

ces coupes que le tissu de soutien doit être rangé dans la catégorie des stéréomes fasciculaires, c'est-à-dire entourant les faisceaux. Ce sclérenchyme très résistant et auquel la plante doit sa dureté et son

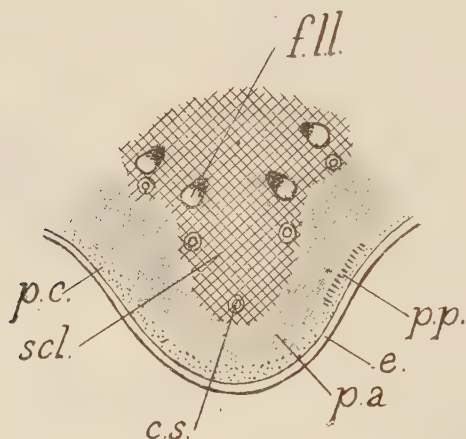


Fig. 6. — Coupe AA' de fig. 3 : *e.*, épiderme; *p.c.*, parenchyme chlorophyllien; *p.a.*, parenchyme arrondi; *p.p.*, parenchyme palissadique; *scl.*, sclérenchyme; *f.l.l.*, faisceaux libéro-ligneux; *c.s.*, canaux sécréteurs. — Gr. = 50.

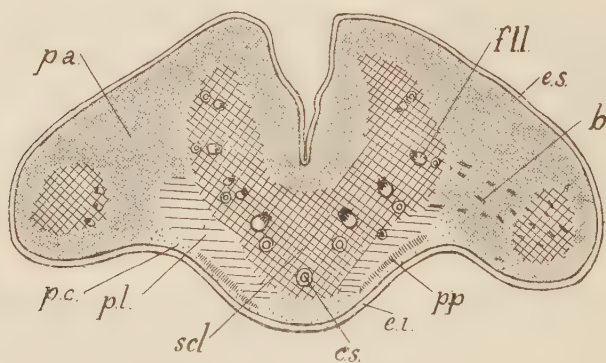


Fig. 7. — Coupe BB' de fig. 3 : Même légende qu'à la fig. 6; en plus : *e.i.*, épiderme inférieur; *e.s.*, épiderme supérieur; *b*, vaisseaux ligneux coupés obliquement; *p.l.*, parenchyme lacuneux. Gr. = 30.

aspect général de rigidité, son port métallique occupe d'abord dans la portion inférieure et dans la portion pétiolaire (fig. 10), la partie médiane de la coupe où il forme un arc à concavité supérieure en englobant les vaisseaux.

Dans la portion limbaire, il se divise en trois cordons; l'un médian, les deux autres marginaux.

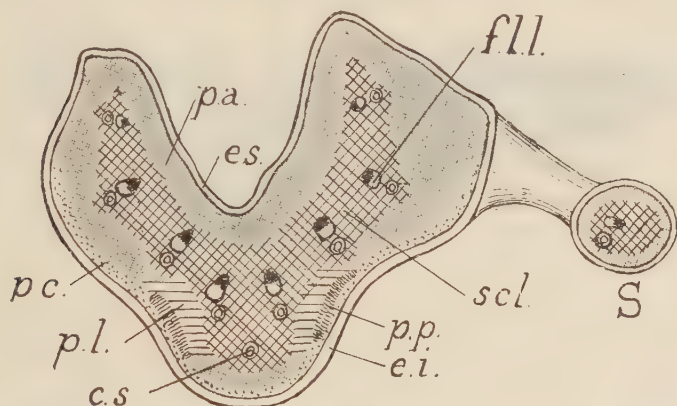


Fig. 8. — Coupe CC' de fig. 3 : Mème légende qu'aux fig. 6 et 7. Gr. = 28.

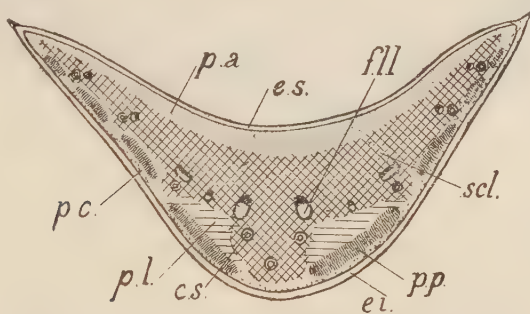


Fig. 9. — Coupe DD' de fig. 3 : Mème légende qu'aux fig. 6 et 7. Gr. = 30.

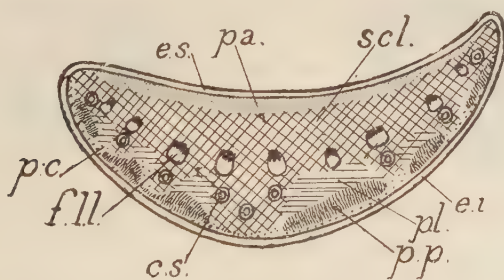


Fig. 10. — Coupe EE' de fig. 3 : Mème légende qu'aux fig. 6 et 7. Gr. = 40.

Ces trois cordons sont d'ailleurs apparents extérieurement, le

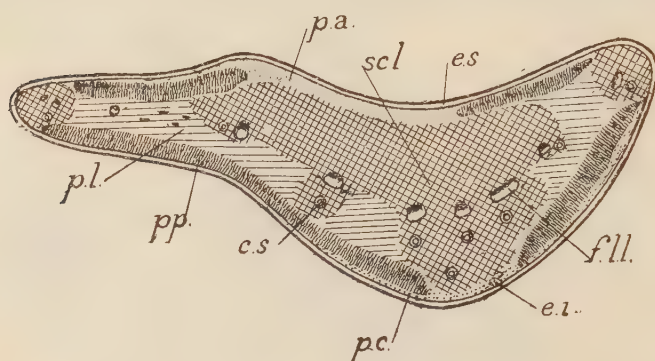


Fig. 11. — Coupe FF' de fig. 3 : Même légende qu'aux fig. 6 et 7. Gr. = 40.

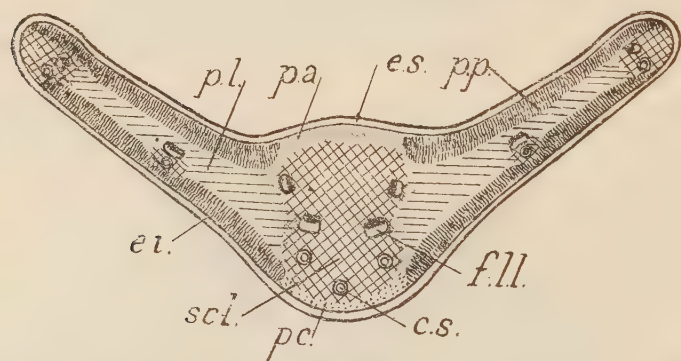


Fig. 12. — Coupe GG' de fig. 3 : Même légende qu'aux fig. 6 et 7. Gr. = 50.

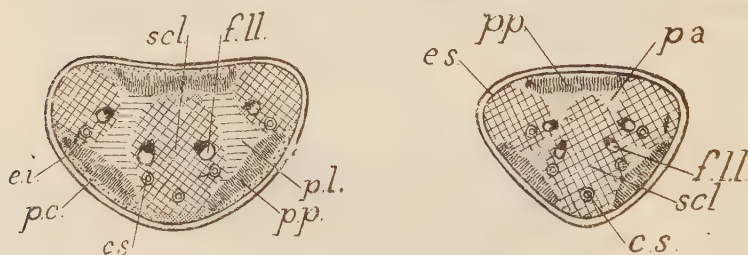


Fig. 13 et 14. — Coupe HH' et Coupe II' de fig. 3 : Même légende qu'aux fig. 6 et 7. Gr. = 60.

médian faisant saillir la nervure moyenne, les deux latéraux don-

nant un aspect bordé à la lame foliacée. Cette disposition, en trois cordons, se conserve du reste jusqu'à l'extrême pointe du limbe.

Au piquant terminal, ils se réunissent en une seule colonne de tissu scléreux.

Les faisceaux libéro-ligneux sont du type ordinaire, liber en dehors (ou en bas), bois en dedans (ou en haut) et ne mériteraient pas de nous arrêter s'il n'y avait à remarquer leurs connexions constantes avec d'autres organes extrêmement importants chez toutes les *Ombellifères*, les *canaux sécréteurs*.

Ceux-ci ont été décrits par MOYNIER DE VILLEPOIX (1) qui a déjà signalé leurs rapports évidents de contiguïté avec les faisceaux fibro-vasculaires. L'examen des coupes précédentes montre la constance de ce rapport qui se poursuit jusque dans la partie la plus éloignée de la bractée.

La répartition des *tissus végétatifs* dans l'intérieur de l'organe mérite d'arrêter l'attention. On y trouve avec du parenchyme arrondi indéterminé des cellules chargées de nombreux grains de chlorophylle, du parenchyme lacuneux et des cellules allongées du type dit palissadique. A la base (fig. 6), et extérieurement un faible essai de tissu chlorophyllien et palissadique qui s'accroît aux niveaux plus élevés représentés dans les fig. 7, 8, 9, 10, mais qui reste toujours sur la face externe.

Adoptant la terminologie de nombreux auteurs, si clairement résumée par GÉNEAU DE LAMARLIÈRE (2) dans son important travail sur les *Ombellifères*, nous dirons que la bractée présente à cet endroit la structure *hétérogène renversée* puisque le tissu assimilateur s'y rencontre à la face inférieure. Or on sait depuis les travaux de nombreux observateurs comme MM. DUFOUR (3) au sujet des *Relations entre l'orientation des feuilles et leur structure anatomique*. LECLERC DU SABLON, GROSGLYCK sur le même sujet, BONNIER (4) sur *l'Influence de la lumière continue sur la forme de la structure des plantes*. DANIEL (5) dans ses *Recherches physiologiques sur les involucre*s, que le tissu assimilateur ne se développe que dans les parties du

(1) Moynier de Villepoix, in *B. de la Soc. Bot. de France*, t. XXV, p. 163.

(2) Géneau de Lamarlière, *Thèse. Paris. 1893*.

(3) Léon Dufour, in *B. de la Soc. Bot. de France*, t. XXXIII, p. 268.

(4) Gaston Bonnier, in *Revue générale de Botanique*, 1893.

(5) L. Daniel, *loc. cit.* p. 11.

végétal accessibles à la lumière. Il n'y a donc rien d'étonnant à ce que le tissu assimilateur manque à la face interne de la base des bractées, partie qui se trouve dans l'ombre formée par le reste du capitule.

Il n'en est plus de même dans les parties plus éloignées et qui peuvent dans tous les sens recevoir la lumière. Aussi voit-on le tissu palissadique apparaître sur la face interne d'abord faiblement dans la coupe de la fig. 11, puis franchement dans les coupes des fig. 12, 13 et 14 où la structure est nettement *hétérogène symétrique*. Selon GÉNEAU DE LAMARLIÈRE (1) cette disposition serait desti-

née à racheter la faible surface que présente le végétal à l'action des rayons lumineux.

On doit remarquer en outre l'épaisseur de ce tissu palissadique qui où il existe se présente le plus souvent sous une épaisseur de trois ou même quatre rangées de cellules.

Il est impossible de ne pas être frappé en outre par la persistance de ce tissu assimilateur jusqu'à la partie distale ultime de la bractée (fig. 14), en un point où à première vue on ne devrait plus s'attendre à rencontrer que du tissu sclérifié : ces faits ont

une grande importance au point de vue fonctionnel ainsi qu'on le verra dans le paragraphe suivant.

BRACTÉE INTERNE. — Deux coupes suffisent amplement à la description de cet organe, l'une relative à la gaine (fig. 15), l'autre au pétiole (fig. 16).

(1) Géneau de Lamarlière, *loc. cit.*

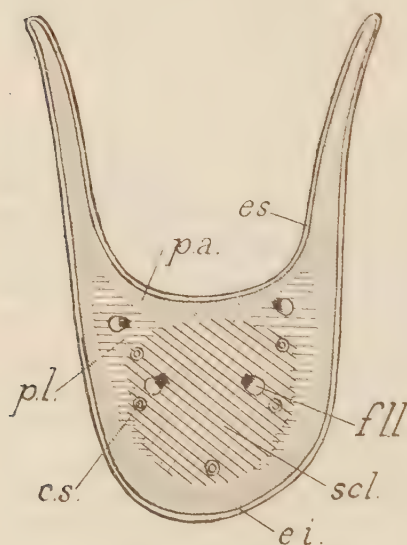


Fig. 15. — Bractée secondaire d'*Eryngium campestre* : Coupe AA' de fig. 5. Même légende qu'aux fig. 6 et 7. Gr. = 50.

Dans la région qui correspond à la gaine, une épaisse couche de sclérenchyme occupe la région moyenne de la bractée, stéréome fasciculaire qui englobe les faisceaux vasculaires et les canaux sécréteurs. Quelque peu de parenchyme lacuneux et nulle part de tissu assimilateur, ce qui est assez logique, puisque cette partie de l'organe ne reçoit pas la lumière solaire.

Il n'en est pas de même dans la région distale ou pétioleuse dans laquelle (fig. 16) nous trouvons en plus du stéréome fasciculaire et des autres tissus, une formation palissadique en deux couches

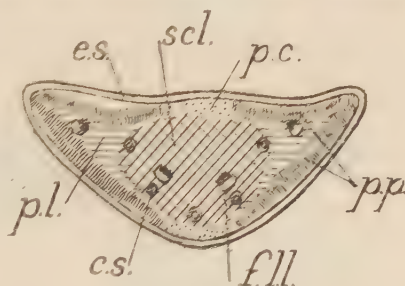


Fig. 16. — Bractée secondaire d'*Eryngium campestre* : Coupe BB' de fig. 5. Même légende qu'aux fig. 6 et 7. Gr. = 50.

sur les deux faces de l'organe, soit une structure *hétérologue symétrique*, entièrement semblable à celle de la bractée externe, témoignant ainsi que, malgré son faible développement, cette partie contribue, dans une faible mesure il est vrai, à la nutrition du végétal.

Anatomie comparative de la feuille de *Eryngium campestre*

La similitude des bractées florales, avec les feuilles étant incontestable, il était indiqué de comparer l'anatomie de ces appareils purement végétatifs avec les organes de protection précédemment étudiés. J'ai déjà signalé (voir p. 19 et fig. 3 et 4) les ressemblances qui apparaissent dans la morphologie externe de la bractée et de la feuille.

Poursuivant cette idée, j'ai effectué dans ce dernier organe un certain nombre de coupes dont l'examen microscopique est particulièrement instructif. Ces coupes au nombre de quatre sont repérées sur la fig. 4; elles sont relatives à la portion qui correspond à la gaine AA' , fig. 17; à la portion limbaire BB' , fig. 18; et à la portion terminale CC' , fig. 19, DD' , fig. 20).

On ne peut s'empêcher de remarquer, à première vue l'analogie

que présente cette structure foliaire avec celle des bractées étudiées précédemment.

Le sclérenchyme de type également fasciculaire présente les

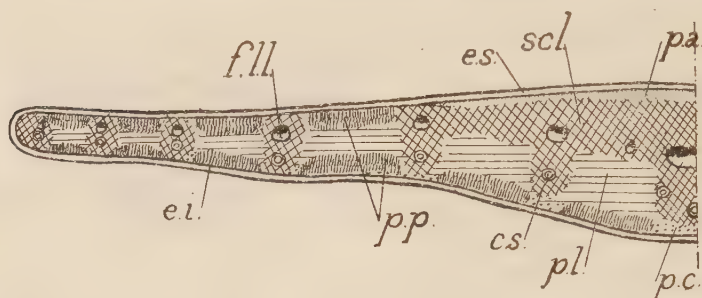


Fig. 17. — Feuille d'*Eryngium campestre* : Coupe AA' de fig. 4.
Même légende qu'aux fig. 6 et 7. Gr. = 25.

mêmes dispositions que dans la bractée. L'arc, continu à la base (fig. 17), se fragmente à un niveau plus élevé (fig. 18 et 19) pour réunir à nouveau ses éléments dans la coupe DD' (fig. 20) et commencer ainsi le piquant terminal.

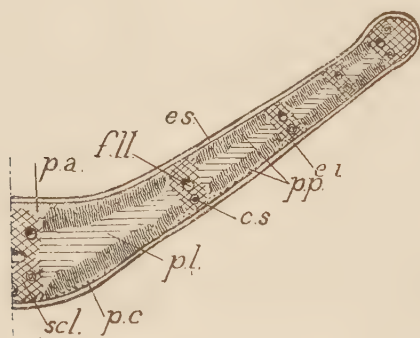


Fig. 18. — Coupe BB' de fig. 4 : Même légende qu'aux fig. 6 et 7. Gr. = 25.

Les canaux sécréteurs ont les mêmes relations de contiguïté avec les faisceaux fibro-vasculaires.

Quant aux différents tissus assimilateurs tandis que le parenchyme lacuneux, toujours comme dans la bractée se présente dans la région médiane, le parenchyme palissadique est également

plus développé, dans la portion inférieure, sur la face externe, ne se montrant sur la face interne que latéralement, là où sur le limbe ne se porte pas l'ombre du rameau, pour se développer à peu près également et par deux ou trois rangs de cellules dans la partie supérieure de la feuille. On trouve donc là encore une *structure hétérogène renversée* à la base, et une *structure hétérogène symétrique*

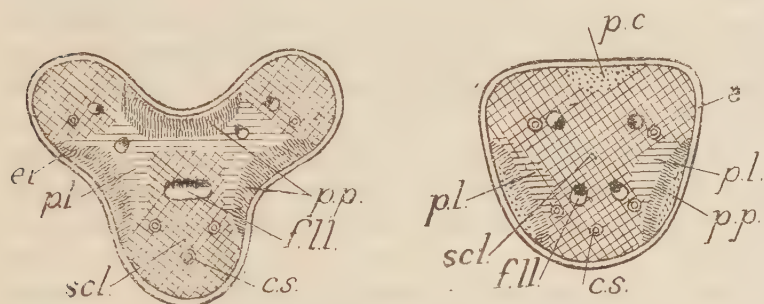


Fig. 19 et 20.— Coupes CC' et DD' de fig. 4 : Meme légende qu'aux fig. 6 et 7. Gr = 60.

dans le limbe. Telles sont les conclusions déjà formulées plus haut relativement à la bractée et déjà signalées pour la feuille par GÉNEAU DE LAMARLIÈRE.

En dernière analyse, les bractées primaires de l'involucre de l'*Eryngium campestre* sont donc des feuilles très peu modifiées et les bractées secondaires des feuilles avortées réduites à leur gaine et à leur pétiole, mais qui ne sont pas entièrement dépourvues de tissu assimilateur.

2° Fonctions.

Le capitule de l'*Eryngium campestre* se présente extérieurement et à première vue comme hérissé de piquants et ses bractées primaires montrent même souvent un véritable luxe de ces formations épineuses. Aussi songe-t-on tout d'abord à attribuer à ces sortes de chevaux de frise un rôle de défense contre des ennemis possibles de la fleur. Mais il n'apparaît pas à une observation minutieuse et continue quels pourraient être ces ennemis.

Il est évident d'autre part que l'abondance du tissu scléreux dans les bractées de tout ordre de l'inflorescence donne à ces organes une rigidité qui les rend éminemment propres à soutenir

les différentes parties de la fleur, dont, l'ovaire mis à part, le peu de consistance fait un véritable contraste avec la solidité des autres parties de la plante.

L'anatomie microscopique de la bractée nous révèle une autre particularité intéressante : c'est la grande place qu'occupe dans la structure le tissu palissadique assimilateur. On peut dire qu'aucun espace n'est perdu et qu'on la rencontre partout où cette formation peut rendre des services, c'est-à-dire dans tous les endroits où la surface extérieure correspondante peut être frappée par la lumière solaire.

GÉNEAU DE LAMARLIÈRE, dans sa remarquable monographie des *Ombellifères* (1), a étudié en détail les relations entre le rôle physiologique des feuilles et leur structure anatomique. Il a comparé, à cet égard, des espèces d'allure très diverse, au point de vue de l'épaisseur et de l'étendue de la feuille. L'un de ses termes de comparaison est, en particulier, l'*Eryngium campestre*. La presque identité de structure de la bractée et de la feuille établie plus haut rend très importantes, dans le cas qui nous occupe, les conclusions de cet auteur.

Ses études ont porté sur les variations de l'intensité des principales fonctions de la feuille, respiration, transpiration, assimilation, pour des feuilles épaisses et à limbe de surface réduite, comme celles des *Eryngium*, et des feuilles minces et larges, comme celles de nombreuses autres *Ombellifères* des genres *Bupleurum*, *Daucus*, *Archangelica*, etc.

L'intensité de la **respiration** par unité de surface foliaire est fort augmentée chez les feuilles épaisses, au point d'être deux fois (exactement 2,16) plus forte chez l'*Eryngium maritimum* que chez l'*Archangelica officinalis*, cette intensité étant d'ailleurs respectivement représentée chez un *Bupleurum* et chez un *Daucus* par les nombres 0,83 et 1,01.

La **transpiration**, au contraire, est fortement diminuée dans les feuilles épaisses. Si elle est 1 par unité de surface chez l'*Eryngium planum*, elle devient 2,15 chez le *Bupleurum falcatum*.

L'**assimilation chlorophyllienne** est, comme la respiration, fortement augmentée dans les espèces à feuilles épaisses ; c'est ainsi

(1) Géneau de Lamarlière, *loc. cit.*

que, toujours d'après le même auteur, l'assimilation de l'*Eryngium campestre* est plus de deux fois aussi forte (2,06 et 2,13 dans deux expériences) à surface égale que celle de *Angelica silvestris*.

Tout en n'attribuant pas à ces chiffres une rigueur aussi absolue qu'ils semblent l'indiquer, il est impossible de ne pas souscrire complètement aux conclusions de leur auteur, telles par exemple que celles-ci :

« Les *Eryngium* rachètent la perte de surface qu'ils éprouvent par le fait des découpures de la feuille et de la largeur des nervures par un tissu en palissade plus épais qui leur permet d'assimiler plus à surface égale que les autres espèces à structure hétérogène. »

« Les feuilles à deux-trois assises en palissade assimilent deux ou trois fois plus que les feuilles des espèces qui n'ont qu'une seule assise en palissade. »

« Les espèces à feuilles épaisses transpirent moins que celles à feuilles minces (GÉNEAU DE LAMARLIÈRE). » Elles sont donc mieux adaptées aux sols arides et au climat sec.

Mais puisque la bractée, comme il l'a été établi plus haut, présente une réelle conformité de structure avec la feuille, on peut lui attribuer dans la vie de l'inflorescence des fonctions semblables à celles de la feuille dans le végétal, c'est-à-dire en même temps qu'une résistance à la transpiration adaptée aux efforts de déshydratation du milieu extérieur, une faculté augmentée de respiration et d'assimilation, soit au total un rôle nourricier pour cette partie du végétal.

Le grand développement du sclérenchyme dans la structure de la bractée ne doit pas être un obstacle à cette manière de voir, M. DANIEL ayant montré la transparence de ce tissu pour l'exercice de la fonction assimilatrice (1).

3^e Expériences.

C'est en partant de ces idées théoriques que j'ai été amené à les contrôler directement par l'expérimentation.

A cet effet, ayant fait choix de quelques pieds vigoureux et bien venus de l'*Eryngium campestre*, pris autant que possible dans des

(1) Lucien Daniel, *loc. cit.*

conditions identiques et dont il était loisible de suivre et de surveiller la végétation, au moment où apparaissent les inflorescences et un peu avant leur épanouissement, soit au commencement de juillet, j'ai pratiqué vers leur base l'ablation des bractées premières sur environ la moitié des capitules, respectant l'autre moitié destinée à fournir des témoins.

La végétation des inflorescences mutilées ne parut pas à première vue se ressentir beaucoup de cette opération ; tout au plus demeurèrent-elles un peu moins volumineuses. Leur maturité cependant se fit plus hâtivement et au moment de la récolte, en septembre, leur couleur jaune brûlé tranchait assez fortement sur celle des témoins restés vert pâle en mûrissant. N'était-ce point là le signe d'une plus faible résistance à la déshydratation des tissus causés par l'inso-lation pendant la saison chaude ?

Il me fut facile d'extraire de chacun des groupes de capitules des fruits dont les différences extérieures sont assez manifestes pour attirer l'attention. Les fruits des capitules mutilés paraissent notablement plus petits ; ils sont ratatinés ou, si l'on veut, rabougris. En vue d'évaluer cette réduction, j'en ai effectué des coupes permettant une mesure précise. Les fig. 21 et 22 représentent, dessinées avec la même échelle, deux de ces coupes transversales de fruits, l'une N provenant d'un capitule témoin (normal), l'autre M provenant d'une inflorescence mutilée.

On peut voir sur l'une ou l'autre de ces coupes les caractéristiques connues du fruit de l'*Eryngium campestre* : côtes, sclérenchyme, canaux sécréteurs et bandelettes, graine, etc.

Retenons-en seulement les dimensions de celle-ci :

Tandis que les axes transversaux de celle qui provient du fruit normal ont respectivement pour dimension 1 m/m et 0 m/m 6, ceux de la graine atrophiée ne dépassent pas 0 m/m 4 et 0 m/m 3. La longueur des fruits normaux atteint souvent 4 m/m ; celle des autres ne dépasse pas 2 m/m 5.

On pouvait se proposer ensuite de chercher à préciser la nature des réductions dont la graine a été l'objet à la suite de l'ablation des bractées externes de l'inflorescence. L'important en effet, après la constatation précédente, était de savoir si les graines en question avaient perdu toute faculté germinative, ainsi qu'on peut l'observer dans des cas assez nombreux où la plante a végété dans des condi-

tions défectueuses, autrement dit si l'ablation en question peut avoir pour le végétal les conséquences d'une véritable castration. J'ai été amené ainsi pour résoudre ce problème à comparer la germination de ces graines avortées avec celle des graines normales.

Dans ce but, j'ai disposé sur coton humide et à température constante de 18° dans deux vases différents, 6 fruits, soit 12 graines de chaque sorte, choisis dans les deux groupes et à différentes hauteurs sur les capitules.

On sait que le fruit des *Ombellifères* est un diakène dont les deux

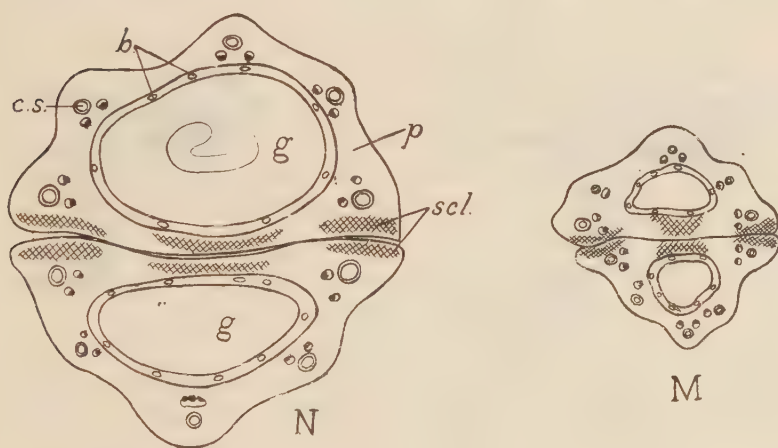


Fig. 21 et 22 — Coupe transversale du fruit d'*Eryngium campestre* produit : N, par un capitule développé normalement; M, par un capitule mutilé de ses bractées primaires avant l'épanouissement : p, péricarpe; g, graine; scl, sclérénchyme; c.s., canaux sécréteurs; b, bandelettes. Gr. = 30.

parties présentent souvent, au moins chez les *Eryngiées*, un développement très inégal; les fig. 21 et 22 montrent d'ailleurs ce fait d'une façon assez nette. Sans insister autrement sur les causes probables et les conséquences de cette asymétrie, il faut donc s'attendre, en étudiant la germination des graines, même normalement mûries, à noter un certain nombre d'insuccès qui doivent être incontestablement rapportés aux graines les moins développées, comme du reste le montre l'observation directe.

L'expérience ayant été ainsi montée le 10 octobre, j'obtenais de ce jour au 3 novembre, soit en vingt-six jours, huit plantules bien

développées issues des douze graines normales ; les quatre autres ne germèrent pas, même dans les jours suivants, et doivent être considérées comme stériles.

Au total donc, huit sur douze, soit les *deux tiers* des graines normales, paraissent donc susceptibles de développement ultérieur.

Pendant le même temps, les graines des capitules mutilés, bien que placées dans des conditions identiques, ne donnaient aucun signe de germination. Le 12 novembre seulement, soit trente-trois jours après, une plantule se montrait, et le 19 novembre, soit qua-

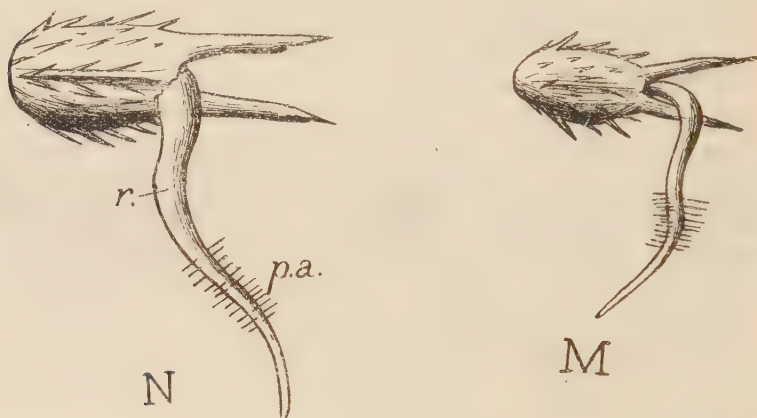


Fig. 23 et 24. — Deux germinations d'*Eryngium campestre*, provenant : N, d'un capitule normal, développement après 26 jours ; M, d'un capitule mutilé de ses bractées primaires avant l'épanouissement, développement après 33 jours : r, radicule ; p.a., poils absorbants. Gr. = 8.

rante jours après, j'en notais une autre, et ce fut tout : les autres graines se refusèrent absolument à se développer ; donc *deux* graines seulement sur *douze*, soit *un sixième* des graines provenant de capitules mutilés, paraissent donc susceptibles de développement ultérieur.

Les plantules obtenues étaient du reste notablement plus petites dans le deuxième cas pour un même stade de développement. C'est ce dont on peut se rendre compte par l'examen des fig. 23 et 24, où j'ai réuni dans un dessin à la même échelle deux germinations, une de chaque catégorie.

Résultats des expériences. — Il ressort donc nettement de là que l'absence des bractées primaires sur l'*Eryngium campestre* a pour la fructification la conséquence d'amener une réduction notable dans le développement du fruit et une diminution considérable dans la faculté germinative des graines.

Celles-ci présentent tous les caractères d'organes atrophiés par insuffisance de nutrition.

Ces résultats concordent trop bien avec ce que faisait prévoir l'étude théorique de la structure anatomique pour qu'il soit nécessaire de beaucoup insister à ce sujet.

Conclusions du § 1

Les bractées primaires de l'involucre de l'*Eryngium campestre* ont pour fonction essentielle la nutrition et le développement des graines destinées à amener une reproduction normale de l'espèce.

Les bractées secondes, plus spécialement adaptées au soutien des différentes pièces florales, participent néanmoins dans une faible mesure à la même fonction, ainsi que le montre la persistance du tissu assimilateur dans leur constitution.

Si donc ces organes sont hérissés de piquants au point de simuler, comme je le constatais plus haut, des sortes de chevaux de frise, ils sont en réalité conformes aux autres parties du végétal et répondent comme elles à une meilleure adaptation aux conditions climatiques ambiantes.

L'existence de ces piquants semble être souvent, en effet, la conséquence d'une déshydratation plus ou moins intense du végétal sous des actions diverses. C'est ainsi que M. Lothelier (1) a montré l'influence incontestable de l'état hygrométrique des milieux ambiants sur ces productions scléreuses. Plus récemment, M. Molliard (2) a démontré la multiplication des piquants chez certaines espèces végétales sous l'action éminemment déshydratante du glucose.

En ce qui concerne l'*Eryngium campestre*, la profusion des pointes observée dans toutes ses parties externes doit être vraisem-

(1) Lothelier. *Bul. de la Soc. bot. de France*, t. XXXV, p. 313 ; t. XXXVII, p. 176 ; t. XL, p. 518.

(2) Molliard. *C. R. de l'Acad. des Sciences* du 18 nov. 1907.

blement rapportée à l'aridité du sol et à la sécheresse relative de l'atmosphère, dans les régions où stationne de préférence la plante.

§ 2. — Involucre de quelques Dipsacées

La famille des *Dipsacées* présente d'étroites affinités avec celle des *Composées*. Au point de vue particulier de ce travail, il y a entre les inflorescences des deux familles une similitude à peu près complète : dans les deux cas, sur un réceptacle se trouvent des fleurs groupées en capitule et enveloppées d'un involucre de bractées. Ces bractées présentent diverses formes et sont manifestement d'ordre différent : les verticilles extérieurs sont constitués par des bractées foliiformes de dimensions suffisantes pour constituer une collerette au capitule ; les autres, internes, peu développés, sont presque filiformes. Les fleurs sont du reste situées à l'aisselle des unes comme des autres : le genre *Knautia*, ne présentant que des bractées externes, s'écarte de ce plan général de structure. J'ai pris comme types dans l'étude de cette famille trois plantes communes qui en caractérisent assez exactement trois des principaux genres : *Sabiosa Columbaria*, *Knautia arvensis* et *Dipsacus silvestris*.

a. SCABIOSA COLUMBARIA

L'inflorescence de *Scabiosa Columbaria* se présente sous la forme d'un capitule semblable à celui de beaucoup de *Composées* et entouré d'un involucre de bractées foliiformes bien apparentes (fig. 25 et 26).

A un examen plus approfondi, ces bractées se rapportent nettement à deux verticilles. L'un, externe, est formé le plus souvent de quatre, exceptionnellement de cinq ou même six bractées b_1 , les plus volumineuses de l'inflorescence.

L'autre, à l'intérieur du précédent, est constitué par un nombre double, sauf anomalies, de bractées b_2 , un peu moins développées que les précédentes. Disons tout de suite qu'il n'existe pas de différences notables entre ces deux groupes de pièces, tant au point de la morphologie externe que de l'anatomie microscopique : on peut donc leur réserver aux unes et aux autres les noms de bractées primaires, ou de premier ordre.

Ces parties enlevées, ainsi que les fleurs, il reste sur un récep-

tacle convexe *r* (fig. 26) de nombreuses bractées secondes ou internes ou de second ordre, semblables entre elles. Leur forme reproduite dans la fig. 27 rappelle assez bien une spatule ou une

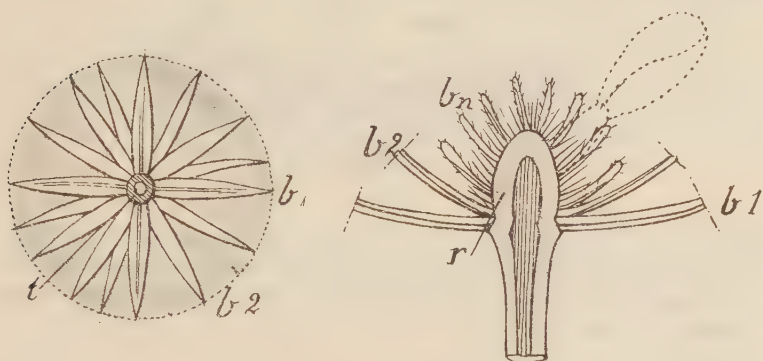


Fig. 25 et 26. — Involucre de *Scabiosa Columbaria*, vue en dessous (fig. 25) et coupe méridienne (fig. 26) : *b*₁, bractées du premier verticille ; *b*₂, celles du deuxième ; *b*_n, bractées internes ; *t*, sections de la tige ; *r*, sections du réceptacle. Gr. = 3 et 5.

écaille dont la base présente une gaine destinée à loger la fleur. Remarquons que cette écaille est totalement incolore.

Les fleurs situées à l'aisselle de toutes ces bractées achèvent, avec des poils, de garnir le réceptacle.

Bractée primaire. — La forme d'une bractée primaire est assez régulièrement lancéolée.

Une coupe transversale peut suffire à en détailler la structure ; elle est représentée dans la fig. 28.

L'épiderme, sensiblement pareil sur les deux faces, porte de nombreux poils (*e.p.*). Deux bandes de *collenchyme* (*cl.*), l'externe plus développée que l'interne, renforcent la nervure médiane : ce stéréome est donc du type hypodermique.

Les faisceaux libéro-ligneux ne présentent rien de particulier.

Quant au tissu assimilateur, il est assez régulièrement réparti sur les deux faces : des cellules en palissade *p.p.*, alternant avec des

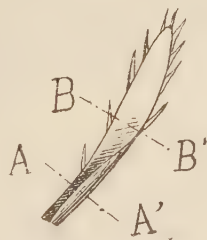


Fig. 27. — Bractée interne de *Scabiosa Columbaria*. Gr. = 16.

cellules chlorophylliennes *p.c.*, se trouvent superficiellement et un parenchyme lacuneux *p.l.* occupe la partie moyenne de la lame foliacée.

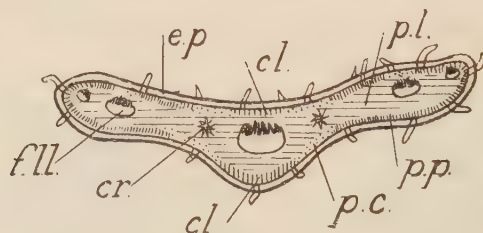


Fig. 28. — Coupe transversale de bractée, première de *Scabiosa Columbaria* : *e.p.*, épiderme pilifère; *cl*, collenchyme; *f.l.l.*, faisceaux fibro-vasculaires; *p.c.*, parenchyme chlorophyllien; *p.p.*, parenchyme palissadique; *p.l.*, parenchyme lacuneux; *cr*, cristaux. Gr. = 60.

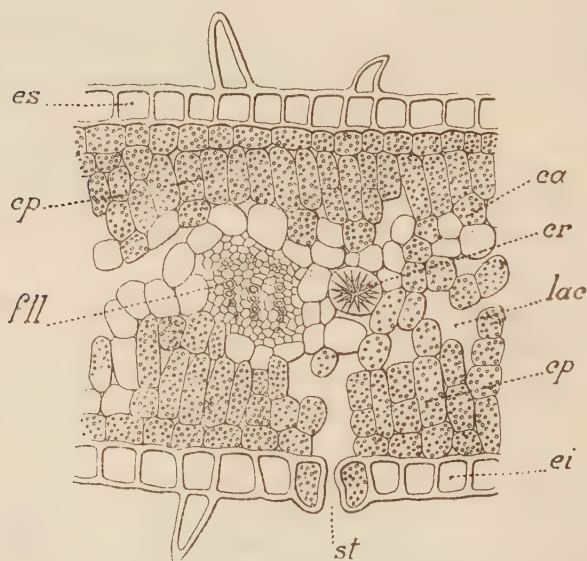


Fig. 29. — Détail d'une partie de la coupe fig. 28 : *e.s.*, épiderme supérieur; *e.i.*, épiderme inférieur; *st*, stomate; *lac*, lacunes; *f.l.l.*, faisceau fibro-vasculaire; *c.a.*, cellules arrondies; *c.p.*, cellules palissadiques. Gr. = 260.

Sur des coupes effectuées dans la portion basilaire, on observe une grande réduction ou même l'absence du tissu assimilateur sur la face interne : c'est en effet dans cette partie que se produit

l'ombre portée par le reste du capitule formant écran pour les rayons solaires.

Les détails de la structure de cette bractée sont reproduits dans la fig. 29, où l'on peut remarquer les épidermes peu différents l'un de l'autre, une couche sous-jacente hypodermique formée de cellules riches en grains de chlorophylle, des cellules palissadiques sur un rang *c.p.*, un faisceau libéro-ligneux *f.l.l.*, des lacunes médianes *lac.*, une macle d'oxalate de calcium *cr.* ; ces dernières formations sont du reste assez abondantes dans le parenchyme foliacé de l'organe.

En résumé, la bractée externe de *Scabiosa Columbaria* présente donc une *structure hétérogène* qui, *renversée* à la base, devient *symétrique* dans la partie accessible à la lumière sur les deux faces.

On peut comparer cette structure à celle de la feuille végétative de la même plante, structure dont la fig. 37, représentant une coupe de la feuille d'une plante voisine, *Knautia arvensis*, donne une repré-



Fig. 30 et 31. — Coupe AA' (fig. 30) et Coupe BB' (fig. 31) de fig. 27 : Même légende qu'à la fig. 28. Gr. = 80.

sentation suffisamment exacte. La nervure médiane et le sillon ventral opposé sont, comme dans la bractée, soutenus par un épaississement collenchymateux *cl*, mais le parenchyme palissadique ne se montre que sur la face ventrale ou supérieure et la structure est nettement *hétérogène asymétrique normale*.

Bractée seconde. — La structure de la bractée seconde présente une disposition remarquablement simple. Elle est représentée dans les deux coupes AA', fig. 30, et BB', fig. 31, relatives, la première à la gouttière de la base, la seconde à la lame supérieure.

Dans ces deux préparations, un épiderme peu différencié entoure un parenchyme arrondi sans grains de chlorophylle et dont quelques cellules présentent des macles d'oxalate de calcium ; un faisceau fibro-vasculaire occupe le centre de l'organe, dont la structure se révèle ainsi comme à peu près *homogène*.

b. KNAUTIA ARVENSIS

Le capitule de *Knautia arvensis* ressemble beaucoup, à première vue, à celui de *Scabiosa Columbaria*. Mais, on reconnaît vite que cette ressemblance est surtout extérieure et qu'en réalité des différences importantes existent à ce sujet entre les deux plantes. Ainsi qu'on peut s'en rendre compte par l'examen des figures 32 et 33, représentant, la première une vue en dessous, la seconde une coupe méridienne du capitule, on observe d'abord un premier verticille de quatre bractées b_1 , larges et peu épaisses, auquel fait suite un

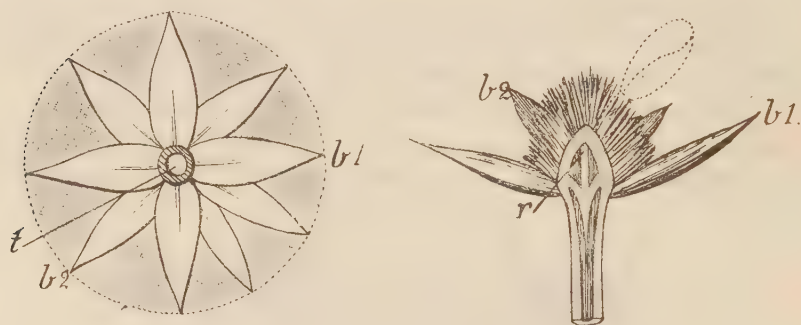


Fig. 32 et 33. — Involucre de *Knautia arvensis*. Vue en dessous (fig. 32) et Coupe méridienne (fig. 33) : b_1 , bractées du premier verticille; b_2 , bractées du deuxième verticille; s , section du réceptacle. Gr. = 2.

second verticille de quatre ou, dans le cas d'anomalie, cinq ou même six bractées b_2 , de même forme, mais de dimension plus réduite, au moins en largeur.

Les fleurs enlevées, il ne reste plus sur le réceptacle convexe r que des poils qui représentent seuls les bractées secondes de l'inflorescence. Sur chacune des fleurs, on peut remarquer la présence d'une enveloppe supplémentaire appelée *involucelle*, mais qui n'adhère pas au réceptacle.

Anatomie des bractées. — Les deux verticilles extérieurs sont composés d'éléments de forme à peu près semblable, mais de dimensions un peu différentes. J'ai cru devoir, pour cette raison, représenter une coupe de chacune de ces pièces; j'ajouterai que la fig. 34, représentant une coupe d'un des éléments du premier verticille, se rapporte à un niveau plus rapproché de la base que celle de

la fig. 35 d'une des pièces du second verticille, qui est ainsi coupée plus près du sommet.

On peut remarquer sur ces deux coupes que la nervure médiane et le sillon ventral opposé sont peu apparents et à peine soutenus

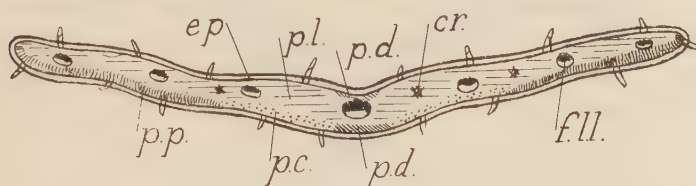


Fig. 34. — Coupe transversale de bractée b_1 de *Knautia arvensis* : *ep.*, épiderme pilifère; *p.d.*, parenchyme dense; *p.c.*, parenchyme chlorophyllien; *p.p.*, parenchyme palissadique; *p.l.*, parenchyme lacuneux; *cr.*, cristaux; *f.l.*, faisceaux fibro-vasculaires. Gr. = 45.

par une bande de tissu *p.d.*, où ne se montrent point nettement les caractères du collenchyme. Des faisceaux fibro-vasculaires sont régulièrement répartis et des cristaux maclés d'oxalate de calcium sont relativement abondants. Quant au tissu assimilateur, il consiste en un ensemble de cellules chlorophylliennes rondes et palissadiques, cantonnées sur la face externe à la base de la bractée

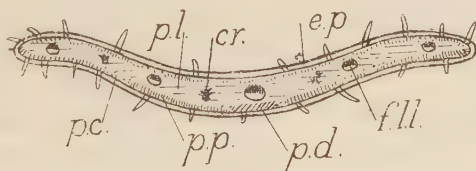


Fig. 35. — Coupe transversale de bractée b_2 de *Knautia arvensis* : Même légende qu'à la fig. 34. Gr. = 45.

(fig. 34), réparties à peu près également sur les deux faces aux niveaux plus accessibles à la lumière. Comme dans l'espèce précédente, nous trouvons donc là une structure *hétérogène renversée* à la base, structure qui devient ensuite *hétérogène symétrique* à un niveau plus élevé.

Cette structure contraste fort avec celle de la feuille végétative de la même plante, dont une coupe transversale est représentée dans la fig. 36.

Là, des bandes épaisses de collenchyme *cl* soutiennent la nervure

médiane et le sillon ventral opposé, et le tissu palissadique constitue une formation très constante à la face supérieure ou ventrale

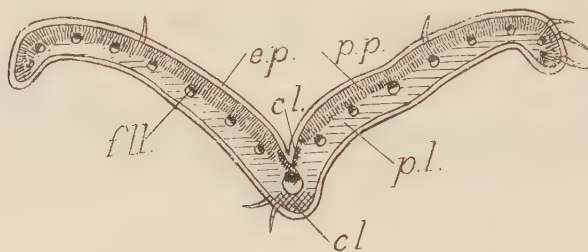


Fig. 36. — Coupe transversale de feuille de *Knautia arvensis* : Même légende qu'à la fig. 34. Gr. = 30.

du limbe. La structure est donc là du type *hétérogène asymétrique normal*.

Involucelle. — Physiologiquement, l'involucelle de *Knautia arvensis* paraît jouer le rôle des bractées secondaires des *Scabiosa* ; il paraît donc logique d'en esquisser une description sommaire.

Sur des coupes sériées du capitule en masse, cet involucelle se présente sous la forme d'un anneau continu entourant la section de la fleur. La structure de cet anneau est assez simple et ses tissus sont peu différenciés. Dans la partie supérieure où les bords sont frangés, j'ai relevé la coupe d'une de ces franges représentée dans la fig. 37 et dont le rapprochement avec celles des bractées secondaires de *Scabiosa* (fig. 30 et 31) est assez intéressant.

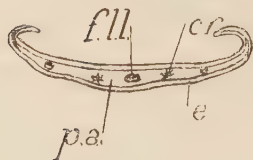


Fig. 37. — Coupe transversale d'une frange d'involucelle de *Knautia arvensis* : Même légende qu'à la fig. 34. Gr. = 65.

Un même parenchyme arrondi, indéterminé *p.a.*, est entouré d'un épiderme peu différencié et contient des faisceaux libéro-ligneux *f.l.l.* et de nombreux cristaux maclés d'oxalate de calcium. C'est donc une même structure à peu près homogène qui se révèle ainsi dans des organes d'ordre différent, mais de fonction identique.

c. *DIPSACUS SILVESTRIS*

Cette Cardère présente un capitule volumineux dont les bractées réalisent assez bien les deux formes observées précédemment dans l'*Eryngium campestre*. Une couronne d'appendices longs, hérissés d'aiguillons comme le reste de la plante, forme autour de l'inflorescence une collerette où, dit-on, peut être retenue l'eau de la rosée, d'où le nom de Cabaret des Oiseaux, Lavoir de Vénus, sous lesquels la plante est vulgairement désignée, puis dans la portion globuleuse des éléments réduits, filiformes à première vue, mais où l'observation microscopique montre une structure aussi variée que celle des bractées externes.

Bractée primaire.— Elle s'écarte notablement de la forme décrite par M. DANIEL (1) relativement au *Dipsacus fullonum*; on y cher-

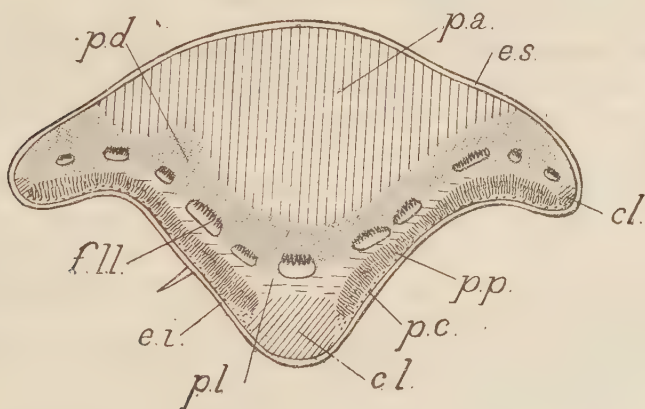


Fig. 38. — *Dipsacus silvestris*. Coupe transversale à la base d'une bractée externe : *es.*, épiderme supérieur; *ei.*, épiderme inférieur; *fll.*, faisceaux libéro-ligneux; *cl.*, collenchyme; *pl.*, parenchyme lacuneux; *pc.*, parenchyme chlorophyllien; *pp.*, parenchyme palissadique; *pa.*, parenchyme arrondi; *pd.*, parenchyme dense. Gr. = 30.

cherait vainement des différences apparentes entre des portions vaginales, pétiolaires et limbaires. Sa largeur est sensiblement constante et son allure générale, à la nervation près, rappelle

(1) Daniel. *Loc. cit.*

plutôt celle d'une feuille de Monocotylédone. J'ai effectué dans cet organe les deux coupes transversales représentées ci-contre, l'une (fig. 38), vers la base dans la partie qui touche au reste du capitule ; l'autre (fig. 39), dans la région supérieure, libre de contact sur les deux faces.

Dans la région basale, contiguë au capitule (fig. 38), la bractée

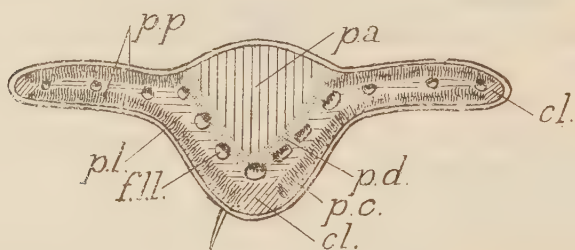


Fig. 39. — *Dipsacus sylvestris*. Coupe transversale dans la région supérieure ou libre : Même légende qu'à la fig. 38. Gr. = 30.

présente une nervure médiane très saillante du côté externe, avec une saillie convexe du côté opposé, si bien que peu de place reste pour l'expansion foliaire latérale. On remarque sur la préparation la section de trois formations collenchymateuses de soutien : *cl* ; l'une, médiane, très importante, faisant saillir la nervure principale ; les deux latérales, beaucoup moins développées, limitant le limbe et une formation très étendue d'un parenchyme indéterminé, *p. a.*, ressemblant assez bien au parenchyme souvent désigné dans les tissus végétaux sous l'appellation de médullaire.

Cette formation passe insensiblement à un parenchyme dense *p. d.*, duquel semblent dériver tous les autres tissus.

Les faisceaux libéro-ligneux *f. l. l.* sont du type ordinaire.

Les tissus assimilateurs consistent en deux ou trois rangs de cellules en palissade *p. p.* situées du côté externe ou inférieur, sous une ou deux rangées de cellules hypodermiques riches en chlorophylle *p. c.* ; un parenchyme lacuneux *p. l.* réunit tous ces tissus entre eux.

D'après la classification de M. DANIEL (1), ces dispositions correspondent à un stéréome nettement *hypodermique* et à une structure *hétérogène renversée*.

(1) Daniel, *Loc. cit.*

Dans la région supérieure ou libre (fig. 39), la nervure médiane est de dimension plus réduite ; il reste de chaque côté une place suffisante pour une expansion notable du limbe. On retrouve à ce niveau la même répartition des tissus que dans la coupe précédente, sauf en ce qui concerne le parenchyme palissadique *p.p.*, qui se rencontre alors sur les deux faces de l'expansion latérale. Comme en outre, la partie médiane en est occupée par un parenchyme lacuneux, la structure de l'organe à ce niveau peut donc être appelée *hétérogène symétrique*.

Bractées internes. — Celles-ci ont des dimensions si réduites en largeur et en épaisseur qu'on les prendrait à première vue pour de simples poils si l'examen microscopique ne faisait voir leur structure aussi différenciée que celle des bractées externes. Les fig. 40, 41 et 42 en représentent des coupes relatives à la base, à la région moyenne et au sommet ; elles montrent la différenciation de leur structure et les faibles dimensions de leur section.

Leur forme extérieure s'écarte notablement de celle des organes similaires extérieurs ; on n'observe plus de convexité médiane interne opposée à la nervure principale, sauf à la partie supérieure (fig. 42), où la coupe présente une forme générale subelliptique ; à un niveau moins élevé (fig. 40 et 41), un sillon médian plus ou moins prononcé existe sur la face interne.

L'épiderme présente des aiguillons plus nombreux à la base ; le parenchyme arrondi indéterminé *p. a.* hypodermique est aussi abondant et aussi constant que dans les bractées de premier ordre.

Les faisceaux longitudinaux collenchymateux hypodermiques *cl.* se montrent jusque vers la partie supérieure et ne font défaut qu'au niveau le plus élevé (fig. 42).

Le tissu assimilateur, bien que réduit, ne manque jamais entièrement, même à la pointe ; il consiste en un parenchyme chloro-

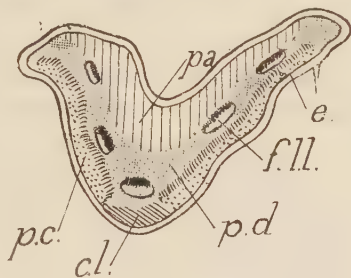


Fig. 40. — *Dipsacus silvestris*. Coupe transversale vers la base d'une bractée interne : Même légende qu'à la fig. 38. Gr. = 70.

phyllien *p. c.* situé latéralement sur les parties extérieures et qui présente même dans la partie la plus développée, à quelque distance de la base, un certain nombre de cellules palissadiques disposées sur un seul rang.

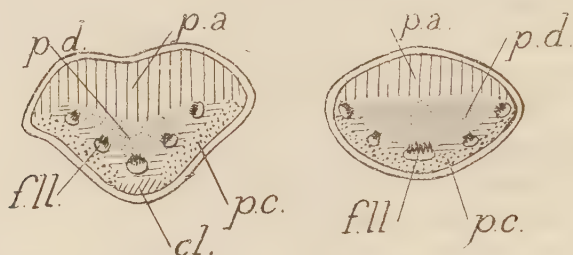


Fig. 41 et 42. — *Dipsacus silvestris*. Coupes transversales vers le milieu et la pointe d'une bractée interne. Même légende qu'à la fig. 38. Gr. =

On retrouve donc là au moins à la base les dispositions fondamentales des bractées externes, soit un stéréome *hypodermique* et une structure du type *hétérogène renversé*, et ces dispositions ne s'atténuent que légèrement avec la réduction des dimensions latérales de l'organe.

ESSAI D'INTERPRÉTATION DU RÔLE DE CES BRACTÉES

Comparées à celles des *Eryngiées*, les bractées des *Dipsacées* se distinguent d'abord par un moindre développement des tissus durs, sclérenchyme ou collenchyme, dont le rôle de soutien est évident ; il faut en excepter le *Dipsacus silvestris*, où ces formations donnent au capitule le même aspect rigide que chez l'*Eryngium campestre*.

On y observe en outre une réduction en profondeur du tissu assimilateur, lequel ne s'y présente que rarement (bractées externes du *Dipsacus*) sur plusieurs rangs. Mais cette réduction des cellules correspond à une plus large expansion en surface de ces organes dits protecteurs. Cette expansion en surface est surtout manifeste chez les *Knautia arvensis*, et elle est balancée probablement chez la *Scabiosa Columbaria* par une augmentation du nombre des pièces primaires de l'involucre.

Il faut rappeler également le rôle attribué aux bractées externes

de *Dipsacus silvestris*, rôle duquel la plante tient ses désignations vulgaires de *Cabaret des Oiseaux* et de *Lavoir de Vénus*. L'eau de la rosée, arrêtée par cette collerette externe, formerait un réservoir infranchissable aux insectes marcheurs, tels que fourmis et pucerons, dont l'action sur la fécondation de la fleur est au moins inutile, sinon néfaste.

Dans les *Scabiosa* et les *Knautia*, la solidité de ces organes est bien insuffisante pour leur permettre de jouer un rôle effectif de soutien ; d'ailleurs, les verticilles floraux sont plus rigides que ceux de l'*Eryngium campestre*, par exemple, et peuvent fort bien se passer de ce secours accessoire.

Ce qui paraît le plus constant dans la structure des pièces de l'involucre de *Dipsacus silvestris* et des parties externes des autres Dipsacées, c'est le grand développement des différentes formes de tissu assimilateur. Or, la fonction de ce tissu est essentiellement nourricière ; il est donc logique d'attribuer à ces organes un rôle actif dans la nutrition des parties essentielles du capitule, en vue de leur permettre d'accomplir au mieux leur fonction de reproduction. Aussi bien voyons-nous les bractées internes du *Dipsacus silvestris*, malgré leurs faibles dimensions latérales, n'être point complètement dépourvues de ce tissu assimilateur et contribuer en conséquence, pour une portion bien minime il est vrai, mais qui n'en existe pas moins, aux fonctions de nutrition de l'inflorescence.

Quant aux organes internes des autres plantes étudiées précédemment, bractées secondes de *Scabiosa* ou involucre de *Knautia*, ils semblent totalement dépourvus de ce tissu nourricier, et leur atrophie est manifeste. N'y aurait-il pas là une des causes de la régression organique dont semblent atteintes les fleurs centrales du capitule, phénomène bien connu de tous les observateurs, notamment sur le *Knautia arvensis* ?

On peut même se demander si, à cette régression manifeste des verticilles extérieurement apparents, ne fait pas suite pour les graines des mêmes fleurs une diminution dans la qualité reproductrice.

Je me contenterai pour l'instant de poser ces questions, estimant que c'est surtout en de telles interprétations qu'il faut se garder de conclusions trop hâtives.

Les relations probables entre les bractées de l'involucre et la nutrition et le développement normal des graines seraient sans aucun doute précisées par des expériences analogues à celles que j'ai réalisées sur l'*Eryngium campestre* et dont les résultats sont consignés dans un § précédent. On constaterait ainsi, comme il y a tout lieu de le supposer, si à la mutilation des pièces de l'involucre des Dipsacées fait suite, comme à la même opération chez les Eryngiées, une atrophie des graines obtenues et une diminution notable de leur faculté germinative? Mais, même en l'absence de ces expériences, si l'on se rapporte à l'étude de la structure anatomique des bractées, on peut vraisemblablement conclure à la prépondérance de leur fonction nourricière parmi celles qui leur sont dévolues.

CHAPITRE II

LES CALICULES

§ 1. Malvées

La plupart des plantes de la tribu des *Malvées*, l'une des branches de la famille des *Malvacées*, présentent à la base de la fleur un involucre foliacé assez constant pour offrir de bons caractères génériques. Cet involucre, toujours formé d'un seul verticille et dont les pièces sont souvent concrescentes, double immédiatement le calice et, pour cette raison, a reçu le nom de *calicule*.

De nombreux observateurs ont cherché à déterminer la nature ou l'origine de ce calicule, et les résultats de leurs travaux se rencontrent fréquemment dans la littérature scientifique :

DE CANDOLLE, en 1823, le reconnaît comme un involucre uniflore.

AUG. ST-HILAIRE lui méconnaît la nature stipulaire.

M. CLOS (1), au contraire, le rapproche des stipules et s'efforce d'établir cette similitude dans un mémoire très fortement documenté.

Les arguments de cet auteur consistent à comparer la morphologie externe et l'ordre d'apparition des pièces du calice et du calicule d'une part, des stipules et du limbe d'une feuille végétative d'autre part.

Si l'on admet que les sépales sont des feuilles modifiées, les pièces du calicule peuvent facilement devenir les stipules des feuilles calicinales homologues des mêmes appendices des feuilles végétatives. S'appuyant sur l'autorité de DUCHARTRE, « dans le développement, dit-il, les stipules précèdent les feuilles et le calicule précède les fleurs. » Et ailleurs, « jamais on n'a vu le retour de ce calicule à une feuille végétative. »

(1) Dr Clos. — *Bull. de la Soc. Bot. de France*, t. I, p. 298.

Sans insister sur ce que de telles généralisations présentent de hâtif et rappeler par exemple l'énorme quantité de sépales que l'on n'a jamais vu faire retour à la forme feuille, bien qu'il n'en vienne à personne l'idée de nier la dérivation des feuilles en sépales, il faut savoir gré à l'auteur d'avoir noté les objections possibles à son hypothèse : « Les *Lavatera*, dit-il, ont des stipules petits et un involucre grand ; les *Sidées* ont des stipules et pas d'involucre ; les *Lasiopétalées* ont trois appendices d'un seul côté de la feuille ». Il faut voir dans ces constatations une marque de haute probité scientifique et c'est tout, car, malgré cela, M. CLOS n'hésite pas à proposer le nom de *stipulium* pour cet ensemble de pièces constituant le calicule et à les considérer, en conséquence, comme des stipules des feuilles calicinales.

Il est clair qu'avec des arguments d'ordre aussi particulier la question ne pouvait arriver à être définitivement réglée ; c'est pourquoi j'ai eu l'idée de rechercher la distribution des faisceaux fibro-vasculaires entre le pédicelle et les premiers verticilles floraux. Seule, cette détermination pouvait montrer si les folioles du calicule constituent bien un verticille distinct, c'est-à-dire un involucre, ou si cette couronne est une dépendance de nature stipulaire ou, suivant l'expression du D^r CLOS, un *stipulium* du verticille suivant ou calice.

Avec M. COLOMB (1), nous donnerons le nom de stipule à « tout appendice inséré sur la tige et dont le système vasculaire est exclusivement formé de dérivations empruntées aux faisceaux foliaires avant que ceux-ci ne soient sortis de l'écorce ». Inversement, tout appendice ou tout ensemble d'appendices qui recevra directement son système vasculaire du cylindre central de la tige sera considéré, quel qu'il soit d'ailleurs, comme un verticille indépendant et nullement comme une formation dépendant d'un autre verticille.

L'exécution dans une fleur d'une série ininterrompue de coupes en partant du pédicelle permet de distinguer nettement l'origine des vaisseaux pour chaque verticille ; c'est ce que j'ai réalisé après inclusion à la paraffine sur des échantillons de deux espèces correspondant à deux principaux genres de la tribu des Malvées : *Malva rotundifolia* et *Althæa rosea*.

(1) Colomb : *Étude anatomique des stipules*. Bul. de la Soc. Bot. de France, t. XXXI^{II}, p. 288.

a. MALVA ROTUNDIFOLIA.

De la série de quelques centaines de coupes que m'a donnée une fleur de cette plante, j'en ai relevé trois qui m'ont paru les plus caractéristiques au point de vue particulier de notre démonstration. Elles sont reproduites dans les fig. 43, 44 et 45.

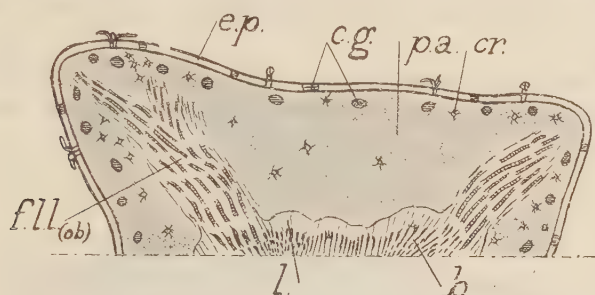


Fig. 43. — Coupe transversale à la base d'une fleur de *Malva rotundifolia* : e.p., épiderme; c.g., cellules gommeuses; cr, cristaux d'oxalate de calcium; p.a., parenchyme arrondi; f.l.l. (ob.), faisceaux libéro ligneux coupés obliquement; b, bois; l, liber. Gr. = 35.

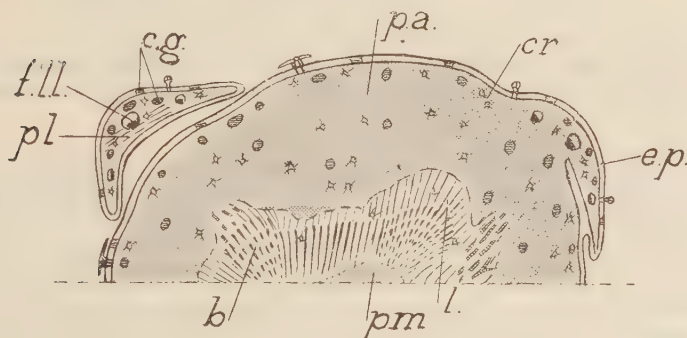


Fig. 44. — Coupe transversale d'une fleur de *Malva rotundifolia* à la base du calice : Même légende qu'à la fig. 43, en plus : p.l., parenchyme lacuneux; p.m., parenchyme médullaire. Gr. = 35.

Le niveau de la coupe représentée dans la fig. 43 est à la partie supérieure du pédicelle, au moment où commencent à se séparer les faisceaux destinés à former la charpente du premier verticille.

On peut remarquer l'épiderme pilifère *e. p.* avec ses curieuses productions en massue et en étoile, ses cellules gommeuses *c. g.*, si abondantes, ainsi que dans le parenchyme cortical *p. a.* sous-jacent ; celui-ci présente en outre de nombreuses macles d'oxalate de calcium *c. r.*

Mais l'intérêt spécial de la préparation est ici dans les deux groupes de faisceaux libéro-ligneux coupés obliquement *f. l. l. (ob.)* qui ont déjà quitté le cylindre central pour se diriger vers la périphérie en des points où apparaissent plus haut deux pièces du calicule.

Au niveau représenté dans la figure 44, une de ces pièces est déjà constituée ; l'autre est encore adhérente à l'écorce. Dans l'in-

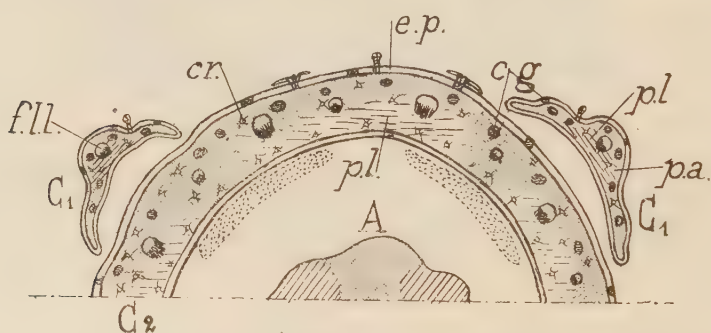


Fig. 43. — Coupe transversale d'une fleur de *Malva rotundifolia* à la base de la corolle : *C1*, folioles caliculaires ; *C2*, calice. Même légende qu'aux fig. 43 et 44. Gr. = 35.

tervalle, les coupes intermédiaires, qu'il eût été trop long de reproduire, ont montré ces faisceaux du premier verticille se séparant peu à peu de l'axe, se redressant pour arriver à la section nettement transversale *f. l. l.* de la fig. 44, en même temps qu'une certaine portion d'écorce s'isolait peu à peu pour entourer ces faisceaux et constituer la partie superficielle de la foliole caliculaire.

On peut voir en même temps dans la fig. 44 en *b* et *l* d'autres faisceaux qui commencent à quitter le cylindre central et sont ainsi l'amorce des formations vasculaires du verticille suivant, lequel sera le calice.

Dans la fig. 45, correspondant à un niveau supérieur où les verticilles sont entièrement constitués, on peut voir, à l'intérieur

d'un verticille de trois folioles caliculaires en plein développement, le calice, dont les pièces concrescentes à la base entourent un axe encore indéterminé.

Les détails de l'anatomie de l'une de ces folioles caliculaires sont exposés dans le dessin de la fig. 46, qui en représente la constitution à une échelle beaucoup plus grande.

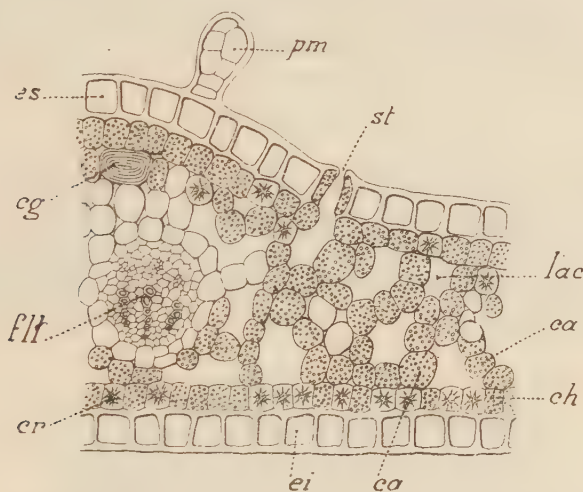


Fig. 46. — Coupe transversale d'une foliole caliculaire de *Malva rotundifolia* : *es.*, épiderme supérieur; *ei.*, épiderme inférieur; *pm.*, poil en massue; *st.*, stomate; *cg.*, cellule gommeuse. Gr. = 260.

On voit sur cette préparation l'épiderme supérieur ou externe *es.* et l'inférieur ou interne *ei.*, qui sont assez semblables; l'externe seulement présente des poils en massue tels que *pm.*; quant aux stomates, ils sont en nombre plus considérable sur la face externe.

Une formation hypodermique *ch.* est assez constante sur les deux faces; ses cellules sont, pour certaines, riches en grains de chlorophylle; d'autres contiennent à l'intérieur des macles d'oxalate de calcium.

L'intérieur est occupé par des cellules arrondies, le plus souvent riches en chlorophylle et laissant entre elles de nombreuses lacunes : *lac*; par places, des faisceaux libéroligneux du type ordinaire : *ll.*,

et des cellules gommeuses éparses dans l'épiderme et les autres tissus.

De cet examen, il ressort clairement que les formations vasculaires des éléments du calicule sortent tout à fait à part du cylindre central, et qu'en conséquence ce calicule est véritablement un premier verticille de la fleur correspondant aux involucre incontestés dans nombre d'autres cas; il est entièrement indépendant des autres verticilles et ne saurait être en aucune façon considéré comme de nature stipulaire.

b. *ALTHÆA ROSEA*

Un des caractères du genre *Althæa* est de présenter autour de la fleur un calicule dont la forme s'éloigne beaucoup de celles des *Malva*. Tandis que, dans ce dernier genre, les éléments en sont libres et réduits, dans les *Althæa*, ils sont concrescents et très développés. Dans la Rose trémière, qui fait l'objet de cette description, le calicule

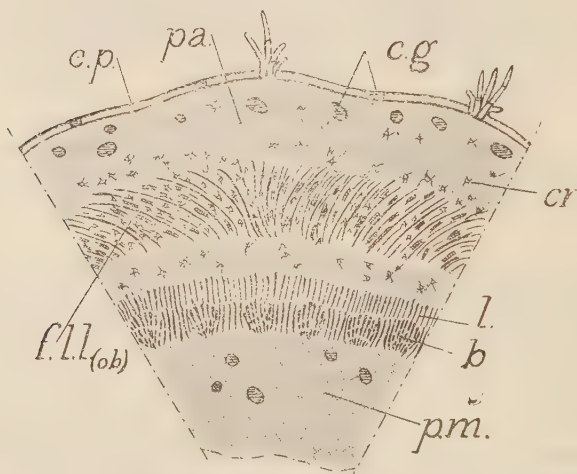


Fig. 47. — Coupe transversale à la base d'une fleur d'*Althæa rosea* : *c.p.*, épiderme pilifère; *c.g.*, cellules gommeuses; *cr.*, cristaux d'oxalate de calcium; *p.a.*, parenchyme arrondi; *f.l.l. (ob)*, faisceaux libéro-ligneux coupés obliquement; *l.*, liber, *b.*, bois; *p.m.*, parenchyme médullaire. Gr. = 25.

constitue autour de la fleur une enveloppe supplémentaire complète de couleur vert pâle et dont les dents attestent seules l'origine

multiple. Cela seul rendrait peu probable l'hypothèse pour ce verticille d'une origine stipulaire. En vue de lever toutes les doutes à ce sujet, j'ai opéré sur cette fleur comme sur celle de *Malva rotundifolia*, c'est-à-dire par une série de coupes dont l'observation successive pouvait montrer clairement l'origine du système vasculaire de chaque verticille ; cette série a été obtenue sans interruption sur une même fleur après inclusion à la paraffine.

J'en ai détaché pour description et représentation les deux préparations typiques reproduites dans les fig. 47 et 48.

La coupe de la fig. 47 correspond à la partie supérieure du

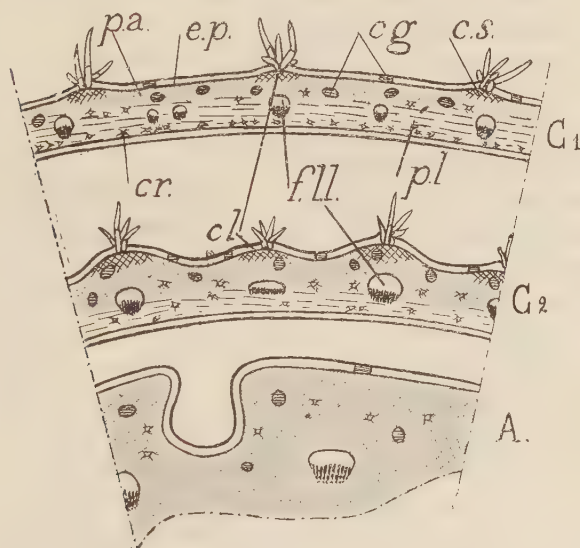


Fig. 48. — Coupe transversale d'une fleur d'*Althaea rosea* à la base du calice :
Même légende qu'à la fig. 47, en plus : *l.p.*, parenchyme lacuneux ; *chl.*, collenchyme. Gr. = 25.

pédicelle ou à la région inférieure de la fleur, en un point où ne se montre encore aucune différenciation externe. On remarque sur elle un épiderme pilifère *e.p.* avec ses curieux bouquets de poils (Sternhaaren, des auteurs allemands) et ses nombreuses cellules gommeuses, *c.g.*, également abondantes dans les différents parenchymes du végétal. Des cristaux abondants d'oxalate de calcium *cr.* se montrent éparés dans les mêmes tissus.

Mais cette préparation est surtout intéressante au point de vue spécial qui nous occupe par la répartition qu'on y observe du tissu fibro-vasculaire : une première couronne de ce tissu est rencontrée obliquement par le plan de section *f. l. l. (ob.)* ; c'est la formation qui se dirige vers l'extérieur en vue de participer à la constitution du premier verticille ou caliculaire. La seconde formation *l. et b.* est celle de l'axe, qui ne continuera que plus haut à se différencier.

Dans les préparations suivantes, on voit, en même temps que s'établit le verticille caliculaire, se séparer de la portion vasculaire centrale une nouvelle couronne de ce même tissu destiné à former l'armature interne du calice. Cette formation se détache de l'axe peu à peu, de la même manière que la précédente, et le verticille calicinal se constitue progressivement.

C'est à ce niveau que se rapporte la préparation reproduite dans la fig. 48.

C₁ est une partie du calicule, C₂ du calice et A une portion de l'axe encore indéterminé.

On peut remarquer la grande similitude qui se montre entre la structure du calicule et celle du calice. Même épiderme pilifère, *e. p.*, avec, du côté externe, les mêmes bouquets de poils ; mêmes cellules gommeuses, *c. g.* Il faut noter la disposition de ces bouquets de poils sur des côtes longitudinales, dont la saillie est accentuée par une bande de cellule de soutien à parois collenchymateuses, *cl.* A l'intérieur, en outre des faisceaux libéroligneux de forme ordinaire, *f. l. l.*, et de nombreuses macles d'oxalate de calcium, on observe le tissu assimilateur, représenté là, comme dans le genre *Malva*, par du parenchyme arrondi, *p. a.* et lacuneux, *p. l.* Ce dernier tissu présente un développement beaucoup plus considérable dans le calicule C₁ que dans le calice C₂.

Il est donc possible, après cet examen, d'être définitivement fixé sur l'indépendance réciproque de ces deux verticilles : puisqu'ils possèdent chacun un système vasculaire qui sort séparément du cylindre central, il est évident que l'on ne peut considérer l'un quelconque d'entre eux comme une dépendance de l'autre. Là donc, comme dans le genre *Malva*, le calicule doit être reconnu comme un verticille spécial, équivalent d'un véritable « involucre uniflore », suivant l'expression de DE CANDOLLE.

La structure du calicule de l'*Althæa rosea*, avec son énorme

développement du parenchyme lacuneux, m'a semblé assez spéciale pour être l'objet d'une étude un peu plus détaillée ; elle est représentée à une plus grande échelle dans la fig. 49.

Les mêmes éléments y sont plus visibles que dans les figures précédentes : *ep*, épiderme pilifère à l'extérieur avec ses poils en

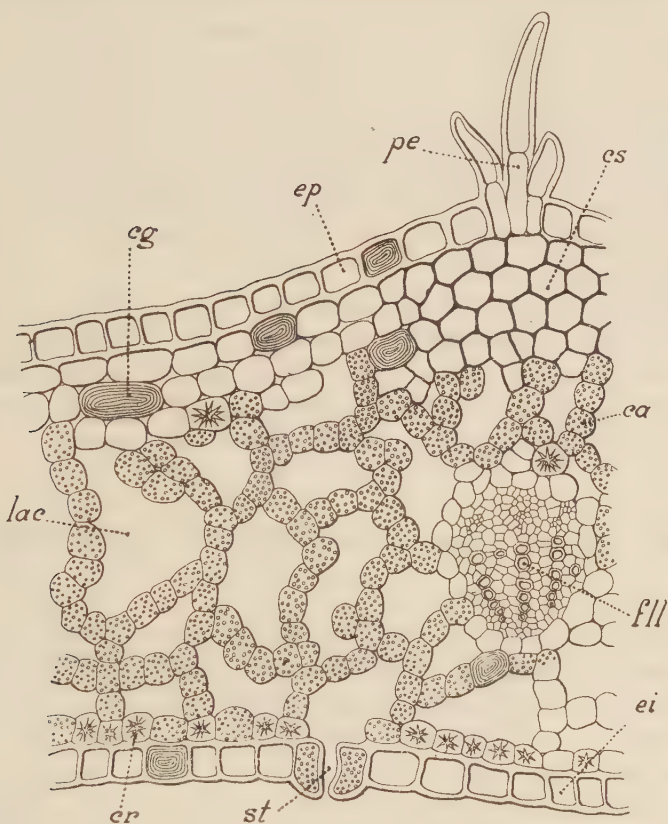


Fig. 49. — Coupe au travers d'une portion du calicule d'*Althaea Rosea* : *ep*, épiderme pilifère ; *pe*, poils étoilés ; *cs*, cellules de soutien ; *ei*, épiderme inférieur ; *st*, stomate ; *ca*, cellules annulaires ; *cg*, cellules gommeuses ; *cr*, cristaux ; *fl*, faisceaux libéro-ligneux ; *lac*, lacunes. Gr. = 260.

étoile, *pe* ; *cg*, cellules gommeuses éparses également à l'intérieur de l'organe ; *cs*, cellules de soutien, axe de la côte saillante externe ; *fl*, faisceau libéro-ligneux de forme ordinaire ; *cr*, cris-

taux maclés d'oxalate de calcium abondants, surtout dans les cellules sous-épidermiques, et enfin *ca*, cellules assimilatrices chlorophylliennes, dont la disposition mérite d'arrêter un instant l'attention. Ces cellules laissent entre elles d'énormes lacunes, *lac.*, dont la fig. 49 donne une reproduction aussi fidèle que possible. Sans essayer même d'esquisser à ce sujet un rapprochement qui serait à coup sûr bien hasardé, on ne peut s'empêcher de remarquer une ressemblance frappante entre ce tissu extrêmement lacuneux et les formations décrites sous le nom d'*aérenchyme* dans les plantes aquatiques, surtout celles des régions chaudes, les *Rhizopora* par exemple, et qui sont, ainsi que le rappelle judicieusement M. Costantin (1), pour la plante de véritables réservoirs d'air, rendus nécessaires par la faible teneur des eaux, en gaz respirables sous une température élevée.

Les fonctions de ce tissu dans les végétaux qui nous occupent ne sauraient évidemment être les mêmes ; mais, en présence de la structure reproduite dans la figure 49 et sans préjudicier aucunement du rôle de ces énormes lacunes, y a-t-il rien d'excessif à appliquer à cette formation la dénomination d'*aérenchyme* ?

Essai d'interprétation du rôle des calicules de Malvées

Le calicule de *Malva rotundifolia* avec ses dimensions réduites est manifestement un organe atrophié, reste probable de folioles plus développées dans les espèces ascendantes, mais dont le rôle actif ne saurait en tout état être bien important. Il faut remarquer cependant que d'autres espèces du même genre (*M. Alcea* par exemple) présentent un calicule de dimensions notables et dont le rôle n'est évidemment pas négligeable ; c'est, en outre, un argument en faveur de l'opinion énoncée plus haut au sujet de l'origine de ce calicule.

Mais, même dans un organe en régression, il subsiste des dispositions capables d'éclairer sur les fonctions que ce même organe est susceptible de remplir dans les espèces voisines qui le présentent en entier développement.

(1) Costantin. *Végétaux et milieux cosmiques*, Paris, Alcan.

C'est en particulier ce qui arrive dans le cas présent, et le calicule de *Malva rotundifolia* montre à ce point de vue des caractères très nets. Bien que représentant la même répartition générale des tissus que le reste de la plante, il laisse voir cependant, en dépit de son faible développement une grande richesse de tissu assimilateur constitué par de nombreuses cellules chlorophylliennes, laissant entre elles des lacunes très étendues, amorçant ainsi la disposition que nous avons remarquée plus haut dans l'espèce suivante.

Aussi et en conséquence dirons-nous que le calicule de *Malva rotundifolia* paraît représenter un organe primitivement destiné à la nutrition de la partie florale du végétal et qui, pour des raisons inconnues, est tombé en pleine régression.

Il n'en est pas de même dans le genre *Althæa*, et en particulier dans l'*A. rosea*, où le verticille caliculaire présente un développement comparable à celui des autres parties de la fleur; rien que cette constatation doit faire supposer qu'il y remplit un rôle d'importance correspondante. Au sujet de la détermination précise de ce rôle, on ne peut malheureusement formuler que des hypothèses, établies il est vrai sur la considération de la structure anatomique.

Ce premier verticille entoure complètement la fleur, comme on vient de le constater, et les diverses fonctions qu'on peut lui prêter se ramènent vraisemblablement aux suivantes :

1° Il est destiné à doubler simplement le calice et à contribuer avec lui à la protection de la fleur contre les agents physiques, tels que les influences météorologiques et traumatiques;

2° Il participe à la nutrition de l'appareil reproducteur grâce au développement de son tissu assimilateur;

3° Au moyen de son tissu lacuneux, il peut jouer vis-à-vis des verticilles internes de la fleur le rôle d'accumulateur d'air et remédier ainsi aux inconvénients dont il est peut-être l'occasion, puisqu'il forme écran entre la fleur et l'atmosphère ambiante.

Il est probable que ces trois hypothèses ont chacune une part de réalité. Par l'énorme développement du parenchyme lacuneux, véritable aérénchyme que l'on observe dans les tissus de ce calicule (fig. 49) et auquel il doit sa couleur vert pâle si caractéristique, il peut remarquablement protéger la fleur contre certaines influences climatiques en tête desquelles il faut placer le froid. On sait

combien est néfaste l'action de cet agent dans nos régions tempérées au commencement de la belle saison ; or, à ce moment, la fleur, encore à l'état de bouton, est entièrement enveloppée dans le calicule.

Les nombreuses cellules chlorophylliennes de cet organe participent sûrement dans une large mesure à la nutrition du végétal.

Les énormes lacunes du parenchyme, enfin, constituent vraisemblablement une précieuse réserve d'air à l'usage des parties internes de la fleur, dont les différentes pièces assez serrées ne permettent pas un accès facile et surtout un renouvellement facile à l'atmosphère ambiante.

Dans quelle mesure peut s'exercer cette action et quels sont réellement ses effets ? Il n'est sans doute pas facile de le préciser. Il nous suffit seulement de constater son existence infiniment probable, ce qui, avec les autres fonctions indiquées plus haut, reconnaît au calicule un rôle extrêmement utile dans l'accomplissement normal de la fonction de reproduction chez les Malvées.

§ 2. — Cistinées.

Le genre *Helianthemum* se distingue dans la famille des CISTINÉES par un certain nombre de caractères, dont l'un des plus curieux est probablement le suivant : le premier verticille de la fleur présente cinq éléments non identiques ; trois, plus grands, semblent être des sépales vrais et deux autres, notablement plus petits, complètent l'asymétrie de ce verticille. La fig. 53 représente un des éléments de chaque espèce dessinés à la même échelle.

Si tous les auteurs s'accordent à donner aux trois pièces les plus grandes le nom de sépales, il n'en est pas de même pour les deux autres, au sujet desquelles les opinions ont beaucoup varié.

Pour les uns, ce sont des sépales plus petits, et les flores composées d'après ces idées enregistrent un calice à cinq sépales, dont deux plus petits (1).

Pour d'autres, le calice est formé de trois sépales, auxquels se joignent deux folioles épicalicinales répondant à ce que VILLKOMM appelle *épicalyx* et CLOS *stipulium* (2).

(1) Cosson et Germain de Saint-Pierre. *Flore des environs de Paris*.

(2) Rouy et Foucaud. *Flore de France*.

C'est dire l'incertitude qui règne au sujet de la nature véritable de ces deux petites pièces, incertitude que n'ont pu arriver à lever les arguments produits par de nombreux auteurs au cours de maintes discussions, dont la trace se retrouve dans les publications scientifiques. Provisoirement, et afin de ne rien préjuger du résultat de nos observations, nous désignerons toutes les pièces du premier verticille ou calicinal sous le nom de sépales ; nous les distinguerons en sépales normaux (les trois grands) et sépales minimes (les deux petits).

Dans un travail sur les *Cistinées*, J.-E. PLANCHON (1) rappelle que si JUSSIEU, SAINT-HILAIRE, RICHARD, PAYER ont considéré ces éléments réduits comme des sépales ordinaires, ENDLICHER, MALBRANCHE, CLOS en font des stipules bractéales : que VILLKOMM emploie même à leur sujet l'expression d'*épicalyx*.

Considérant que dans le genre *Cistus* ces folioles manquent, comme d'ailleurs les stipules des feuilles végétatives ;

Que, dans les *Helianthemum* de la section *Tuberaria*, les feuilles végétatives ne sont pas stipulées ;

Qu'il existe une bractée latérale à la base du pédicelle uniflore des *Helianthemum*, homologue par conséquent des stipules des feuilles caulinaires ou raméales ;

L'auteur conclut que les folioles bractéales sont, comme les sépales, des feuilles modifiées et ayant, en conséquence, la même valeur dans le verticille calicinal.

La réponse ne se fit guère attendre. Dans une communication à la même Société, M. CLOS (2) s'efforce d'établir la nature stipulaire de ces petites pièces calicinales.

Partant des mêmes observations que son adversaire au sujet de l'absence de ces pièces chez les *Cistus* et les *Helianthemum* de la section *Tuberaria* ; observant en outre la morphologie externe de ces pièces, lesquelles sont, dit il, « lancéolées, subulées, ciliées longuement et roussâtres à l'état sec, comme les stipules des feuilles végétatives », il en affirme la nature en disant que « les pièces externes sont les stipules des feuilles transformées en sépales ». Les pièces du calice seraient latérales par avortement de l'autre stipule symétrique.

(1) Planchon. *Bul. de la Soc. Bot. de France*. T. IX, p. 509.

(2) Clos. *Bul. de la Soc. Bot. de France*. T. IX. p. 519.

Mais il ne semble pas qu'on puisse appliquer à cette formation le nom de *stipulium*, lequel est un verticille accessoire affecté, comme le calice, à la protection de la fleur, et le différend qui divise les deux auteurs semble être de savoir si les petites pièces du calice sont indépendantes, comme le veut PLANCHON, ou dépendantes des autres, comme le prétend M. CLOS.

La facilité avec laquelle les mêmes observations fournissent des arguments opposés à des contradicteurs montre l'insuffisance des descriptions purement morphologiques et des comparaisons entre organes différents d'une même plante ou de plantes voisines, en vue de déterminer la véritable signification de telles ou telles pièces accessoires.

En vue d'apporter à cette question des observations plus précises capables seules de fournir des arguments définitifs, j'ai cherché à appliquer la méthode qui, au sujet d'un problème analogue relativement aux Malvacées, m'avait donné des résultats aussi précis. (V. chap. II, § 1).

La définition anatomique de M. COLOMB (1), en effet, me paraît seule convenir à la désignation des appendices accessoires compris sous la dénomination vague et générale de stipules. Avec le polymorphisme et l'inconstance même de ces organes dans une même plante ou dans les plantes voisines, il est toujours possible de tirer de ces comparaisons purement extérieures des arguments en faveur de plusieurs hypothèses différentes.

La répartition du système vasculaire entre l'axe et les différents verticilles permet au contraire de voir nettement quels sont parmi ces derniers ceux qui sont indépendants les uns des autres, et il est tout à fait logique de réserver le nom de stipule à « tout appendice inséré sur la tige et dont le système vasculaire est exclusivement formé de dérivations empruntées aux faisceaux foliaires avant que ceux-ci soient sortis de l'écorce » (COLOMB).

A cet effet j'ai pratiqué dans une même fleur d'*Helianthemum vulgare* et en partant du pédicelle une série ininterrompue de coupes après inclusions à la paraffine. L'observation de ces coupes successives montre avec toute la clarté possible l'origine des vaisseaux de chaque verticille, et la succession de ces préparations a ainsi, au point de vue de la question présente, un véritable caractère documentaire.

(1) Colomb. *Étude an. des stipules*, loc. cit.

De ces coupes, j'en ai relevé trois correspondant à trois niveaux différents, et les dispositions des deux premières m'ont paru surtout caractéristiques ; elles sont représentées dans les figures 50 et 51.

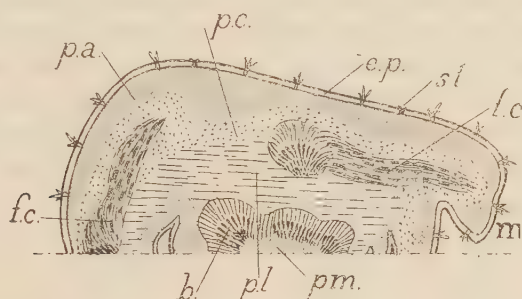


Fig. 50. — Coupe transversale du pédicelle d'*Helianthemum vulgare* : *m.*, sépale minime ; *ep.*, épiderme pilifère ; *st.*, stomates ; *pa.*, parenchyme arrondi ; *pc.*, parenchyme chlorophyllien ; *pm.*, parenchyme médullaire ; *fc.*, faisceaux calicinaux ; *b.*, bois. Gr. = 30.

C'est la préparation de la fig. 50 qui, au point de vue de l'origine des faisceaux, est la plus explicite.

Elle fait suite à une série de coupes du pédicelle, coupes dans lesquelles on ne voit d'abord que l'écorce et le cylindre cen-

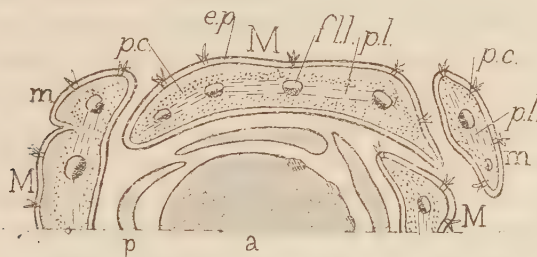


Fig. 51. — Coupe transversale à la base de fleur d'*Helianthemum vulgare* : *m.*, sépale minime ; *M.*, sépale normal ; *p.*, pétale ; *a.*, axe ; le reste comme à fig. 50. Gr. = 30.

tral. Puis, celui-ci paraît se fragmenter : des faisceaux en sortent, s'inclinent vers l'écorce et, en trois groupes, se dirigent vers la périphérie. Ce sont les faisceaux calicinaux *fc.*, dont deux sont visibles sur la figure 50, qui représente les deux tiers de la coupe environ. On peut voir à droite le commencement d'un sépale minime

m, tandis qu'aucune différenciation ne se montre encore sur l'écorce du côté gauche.

La préparation représentée fig. 51 correspond à un niveau plus élevé : extérieurement, le sépale m de la précédente est complètement séparé de l'axe et du verticille : les sépales normaux M sont aussi distincts : le sépale m du côté gauche, bien que son système vasculaire soit déjà constitué, est encore adhérent à une autre pièce M du verticille ; on observe cependant déjà un étranglement de l'épiderme et, à quelques centièmes de millimètres plus haut, dans une coupe suivante, la séparation est accomplie.

Quelles sont alors les conséquences des dispositions anatomiques mises en lumière dans les fig. 50 et 51 ?

1° Le système vasculaire du calice sort du cylindre central par trois masses, qui se partagent sensiblement le pourtour de l'axe ;

2° Deux de ces masses émettent latéralement des faisceaux, qui sont respectivement l'origine du système vasculaire des deux sépales *minimes*.

Il en résulte donc que ces deux éléments **sont les stipules des feuilles calicinales principales** ; il n'y a donc pas lieu de conserver l'expression d'*épicalyx* appliquée par VILLKOMM à ces organes.

On peut se demander ensuite pourquoi ces sépales normaux ne présentent qu'une stipule et pourquoi l'un d'eux même en est complètement dépourvu ? Il est probable qu'il y a eu atrophie des organes symétriques, mais, si l'on se reporte à nos préparations, il faut bien constater que l'examen de la structure de ces organes ne décèle nulle part de traces d'éléments atrophiés ; aussi les opinions qui peuvent être émises au sujet des causes de cette asymétrie n'ont-elles, au point de vue rigoureux où nous nous sommes placés, que la valeur de simples hypothèses.

Ces résultats donnent donc en définitive raison au Dr CLOS sur ses adversaires d'il y a plus d'un demi-siècle. A titre de pure curiosité, je joins à cette étude un argument emprunté à la morphologie externe : c'est la comparaison entre les sépales de l'*Helianthemum vulgare* et de l'*Helianthemum œlandicum*, petite plante alpine dont je dois un échantillon à l'obligeance de M. Chermezon.

Les fig. 52 et 53 représentent à une même échelle les sépales normaux et minimes des deux espèces.

On peut voir que, dans l'*Helianthemum vulgare* (V), les deux

folioles sont distinctes, tandis qu'elles sont sondées sur une grande longueur dans l'*Helianthemum ælandicum* (OE). La dépendance des deux éléments, manifeste dans cette dernière espèce, peut être en conséquence et jusqu'à un certain point affirmée dans l'autre.

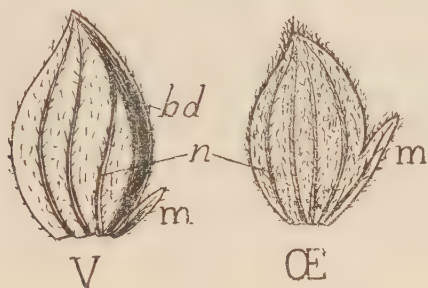


Fig. 52 et 53. — V., *Helianthemum vulgare*; OE., *Helianthemum ælandicum*.
Éléments du calice. — m., sépale minime; bd., bandelette verte; n., nervures.
Gr. = 6.

Comparant enfin ces résultats à ceux obtenus par la même méthode sur le calicule des *Malvées* (§ 1), on doit reconnaître qu'il n'existe entre celui-ci et le prétendu *epicalyx* des *Helianthemum* aucune équivalence : les sépales minimes d'*Helianthemum* relèvent du calice comme expansions accessoires des sépales normaux, tandis que le calicule des *Malvées*, comme il l'a été établi précédemment, est un verticille spécial et indépendant du calice.

Structure du calice de l'*Helianthemum vulgare*

La structure du calice est indiquée par la fig. 54, qui reproduit une coupe de la fleur à l'endroit où tous les verticilles sont constitués.

On remarque d'abord des poils en bouquet sur toutes les parties de l'épiderme pilifère *e. p.* des feuilles calicinales.

Les sépales minimes *m* présentent du tissu assimilateur sur la presque totalité de leur section : parenchyme chlorophyllien, *p.c.*, à l'extérieur; parenchyme lacuneux, *p.l.*, à l'intérieur.

Les sépales normaux *M* ont, dans presque toute leur étendue, un aspect papyracé ou corné, relevé par des nervures très saillantes; il faut en excepter une bande longitudinale *bd*, qui se trouve du

côté du sépale minime et dont la couleur verte tranche sur le reste de l'organe, ainsi que le montre assez fidèlement la fig. 52.

A la coupe, cette bande laisse voir une grande analogie de structure avec le sépale minime, c'est-à-dire une prépondérance du tissu assimilateur, chlorophyllien à l'extérieur, lacuneux à l'intérieur.

Le reste du limbe est remarquable par le grand développement des nervures qui ressortent extérieurement; la surface qui les relie est d'épaisseur si réduite que les deux épidermes y arrivent souvent en contact; tout l'intérêt de la préparation réside donc dans ces nervures.

Elles présentent sous l'épiderme pilifère externe une ou deux

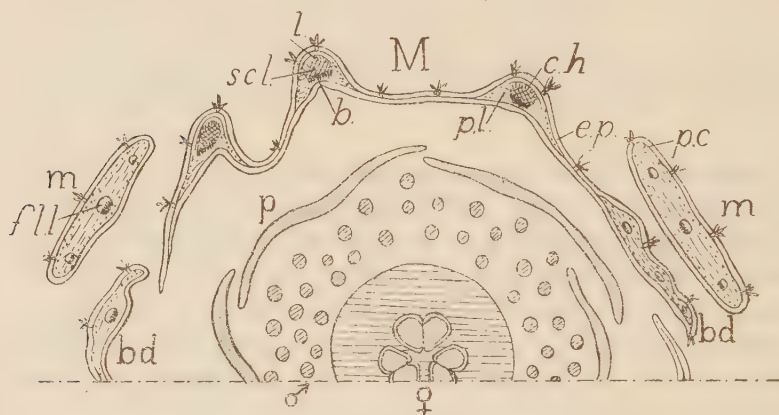


Fig. 54. — Coupe transversale de fleurs d'*Helianthemum vulgare* : *m.*, sépale minime; *M.*, sépale normal; *b.d.*, bandelette assimilatrice; *p.*, pétale. Même légende qu'à fig. 50, en plus : *c.h.*, cellules hypodermiques; *scl.*, sclérénchyme. Gr. = 30.

couches de cellules arrondies hypodermiques, *c. h.*, puis une énorme formation fibro-vasculaire, qui occupe presque toute l'étendue de la section. On y distingue nettement le bois, *b.*, à l'intérieur; le liber, *l.*, à l'extérieur, et au milieu une importante couche de sclérénchyme, *scl.* Quelques cellules chlorophylliennes et lacuneuses *p. l.* achèvent de remplir l'espace.

D'après la classification de M. DANIEL (1), ce sclérénchyme cons-

(1) Daniel. *Loc. cit.*

titue un stéréome *fasciculaire*, on pourrait même dire *intrafasciculaire*, car il ne se contente pas d'être en contact avec les vaisseaux ; il leur est intérieur.

Fonctions de ce calice. — La disposition et l'importance relative de ces tissus permet de penser que le rôle de ce verticille dans l'*Helianthemum vulgare* est surtout de soutenir et d'envelopper le reste de la fleur. Le faible développement du tissu assimilateur, cantonné presque exclusivement dans les sépales minimes et la bande verte longitudinale des sépales normaux, est la preuve qu'il y a bien là un rôle nourricier effectif, mais que l'intensité de la fonction assurée par des parties aussi réduites doit être extrêmement peu importante.

CHAPITRE III

ÉCAILLES EXTÉRIEURES DE QUELQUES BOURGEONS

§ 1. — Morphologie

Les écailles extérieures des bourgeons, tant par leur position que par leur apparence extérieure et la saison où s'accomplissent leurs fonctions, sont manifestement des *organes de protection* de la pousse feuillée incluse à l'intérieur. C'est à ce titre que légitimement une place doit leur être réservée dans ce travail.

Leur nom d'écailles rappelle suffisamment leur forme extérieure en cœur ou en limbe de feuille entière, et leur imbrication leur permet de constituer une enveloppe efficace aux parties sous-jacentes. Mais leur similitude avec les feuilles végétatives s'arrête pour ainsi dire à la forme extérieure, bien que ces organes en soient manifestement des modifications. Ainsi qu'on va le voir, leur structure microscopique s'écarte foncièrement de celle des feuilles ordinaires.

L'allure générale des tissus d'une écaille extérieure de bourgeon est de présenter, si l'on met à part l'épiderme et le tissu vasculaire conducteur, de très faibles variations dans la structure des éléments cellulaires.

Dans le Lilas, *Syringa vulgaris*, l'une des espèces qui ont servi à mes observations, le parenchyme est en effet très peu différencié à l'intérieur de l'écaille : ce sont des cellules arrondies sans caractères anatomiques bien spéciaux, séparées par des méats identiques, mais toujours trop insignifiants pour mériter le nom de *lacunes*. Tout au plus peut-on noter, surtout du côté externe, une tendance à une stratification des cellules parallèlement à l'épiderme.

A l'intérieur apparaissent les faisceaux libéro-ligneux, serrés en bande presque continue dans la région médiane, épars dans les

régions latérales, avec le liber extérieurement et le bois à l'intérieur, sans traces d'assise génératrice, ce qui s'explique par le caractère éminemment temporaire de l'organe.

Seul, l'épiderme présente des adaptations cellulaires très marquées. Les éléments figurés ne diffèrent pas sensiblement sur les deux faces. Ils se présentent sur les coupes comme des cellules de dimensions plus réduites que celles du parenchyme, mais régulièrement disposées sur un seul rang, de manière à constituer une couche continue de revêtement. Nombre de ces cellules présentent en outre des prolongements pileux, constituant, chez le Lilas, par exemple, des appendices en forme de massue. L'épiderme est d'ailleurs toujours dépourvu de stomates.

Mais ce revêtement se complète, et c'est, dans le cas présent, ce qui forme son intérêt, d'une couche cuticulaire, et dont la fonction est évidemment d'ajouter son effet protecteur à celui de l'épiderme. Ce revêtement peut prendre, dans les différents bourgeons, les aspects les plus variés et se recouvrir à son tour dans certains cas d'exsudats, tels que, par exemple, le vernis gommeux des bourgeons de Marronnier. Mais, constamment, il apparaît plus épais sur la face extérieure que sur la face intérieure.

Il semble bien qu'aucune divergence ne peut exister au sujet du rôle à attribuer à cette cuticule externe de l'épiderme : pour tous les observateurs, c'est un moyen de défense du végétal contre des influences climatiques préjudiciables. Mais on peut se demander si ce moyen de défense est particulier aux écailles extérieures du bourgeon ou s'il est une réaction spéciale au tissu vivant, capable d'apparaître sur des folioles homologues des verticilles plus internes (où il est normalement très peu développé), sous la seule influence d'une excitation extérieure. Ce problème résolu, on peut chercher en outre à démêler parmi la variété des conditions extérieures quelles sont celles capables de provoquer surtout cette réaction, se révélant ainsi comme les plus préjudiciables à l'existence du végétal.

Telles sont les questions auxquelles j'ai essayé de donner, non pas une réponse définitive, car elles sont éminemment complexes, mais à l'éclaircissement desquelles j'ai essayé d'apporter quelques indications fournies par l'observation et l'expérimentation.

§ 2. — Expériences

Grüss (1) avait déjà remarqué qu'en supprimant en mars les écailles extérieures des bourgeons de Lilas, s'il ne survient pas des gelées assez intenses pour amener la mort du bourgeon, on peut observer consécutivement sur les écailles intérieures mises à nu un épaissement protecteur qui en fait, en conséquence, des organes de remplacement des folioles enlevées.

J'ai d'abord répété ces expériences en traduisant les résultats par des chiffres qui expriment, avec une approximation suffisante, la valeur numérique des épaissements cuticulaires ainsi provoqués, rapprochée des épaisseurs normales mesurées sur des organes de même ordre destinés à servir de témoins.

Voici les plus intéressants des résultats obtenus :

A. — Une écaille du troisième verticille d'un bourgeon de Lilas, mise à nu par l'effeuillage des folioles extérieures le 1^{er} mars, présentait le 29 mars, soit 29 jours après, un épaissement cuticulaire de 9 à 10 μ à l'extérieur, de 5 à 6 μ à l'intérieur. Un élément de même ordre, pris sur un des bourgeons témoins, présentait à la même date du 29 mars, à l'extérieur, un épaissement de 5 μ et à l'intérieur de 3 μ .

B. — Une écaille du quatrième verticille d'un autre, mise à nu le 10 mars, présentait le 29 mars, soit 19 jours après, un épaissement cuticulaire de 9 μ à l'extérieur et de 5 μ à l'intérieur, ceux du témoin étant sensiblement les mêmes que dans le cas précédent.

C. — Une écaille du sixième verticille, mise à nu de la même façon le 25 mars, présentait le 1^{er} avril, soit 6 jours après seulement, un épaissement de 4 μ sur l'épiderme extérieur ; celui du témoin étant de 2 $\mu \frac{1}{2}$, l'épiderme interne n'avait pas sensiblement varié.

D. — Une écaille du quatrième verticille d'un bourgeon de *Corylus Avellana*, mise à nu le 1^{er} mars, présentait, le 30 mars, une cuticule épaisse de 7 $\mu \frac{1}{2}$ sur l'épiderme externe, celle correspondante du témoin étant seulement épaisse de 5 μ .

E. — Une écaille du quatrième verticille d'un bourgeon de *Rubus fruticosus*, mise à nu le 25 mars, présentait, le 1^{er} avril, soit 7 jours

(1) Grüss. Thèse, Berlin, 1885.

après seulement, un épaissement cuticulaire externe de $4 \mu 1/2$, celui du témoin étant seulement de 3μ .

Sans attribuer à ces chiffres une rigueur absolue qu'ils n'ont probablement pas, car il faut toujours compter dans les évaluations de ce genre sur une erreur toujours possible, tenant à ce que les coupes ne sont pas exactement normales aux surfaces limitantes, il n'en faut pas moins reconnaître que ces résultats présentent une remarquable concordance. Tous permettent d'affirmer que l'épaississement cuticulaire n'est pas spécial aux écailles externes qui le présentent normalement, mais qu'il peut apparaître sur les éléments où la cuticule est d'habitude très réduite ; cet épaissement est provoqué par le seul fait de leur exposition aux intempéries, et qu'il a en conséquence la signification d'une réaction du tissu vivant sous une influence venant de l'extérieur.

Ce point acquis, je me suis demandé s'il ne serait pas possible de remplacer cette protection naturelle que se constitue le végétal, par des moyens artificiels, en garnissant les bourgeons effeuillés d'enveloppes défensives contre les influences météorologiques. J'espérais ainsi, en employant des enveloppes variées de propriétés physiques différentes, déterminer parmi les propriétés physiologiques du bourgeon, celles dont la cuticule permet de mieux conserver le fonctionnement.

F. — La substance qui réalise, si on peut parler ainsi, la protection idéale est le coton cardé. A l'intérieur d'une mèche de cette substance fixée au rameau, le bourgeon effeuillé, comme on pouvait du reste s'y attendre, végète admirablement, et l'on ne peut noter, même après quinze jours, le moindre épaissement de la cuticule sur les écailles devenues extérieures. On constaterait plutôt une légère différence au profit des écailles de même ordre du témoin dont la cuticule semble s'être légèrement épaissie pendant le développement.

G. — Dans un tube de verre incomplètement fermé, dans un tube de kératine percé de trous, l'évolution du bourgeon effeuillé se poursuit également très bien. Rien de surprenant non plus à ce fait, si l'on songe aux cloches et aux châssis des maraichers. Je n'ai malheureusement pas été à même d'observer les effets de la gelée dans ce mode particulier de protection.

H. — Si l'on enferme au contraire le bourgeon effeuillé dans un

tube de verre hermétiquement clos, l'évolution semble immédiatement se poursuivre dans des conditions extrêmement défectueuses. Il n'en va pas mieux non plus d'un bourgeon non effeuillé traité de la même façon. La face interne du tube de verre (tube à essais) se recouvre presque aussitôt de gouttelettes d'eau ; cette eau s'amasse au fond de l'espace clos en quantité notable, les écailles externes du bourgeon brunissent et l'ensemble ne tarde pas à dépérir. Six jours après, on peut noter un épaissement de la cuticule semblable à celui qui se produit dans les écailles simplement mises à nu sans aucune protection. Finalement, l'organe se flétrit et meurt. Ce résultat ne peut être mis sur le compte d'une température anormale produite par l'accumulation des rayons solaires à la fois calorifiques et lumineux, car j'avais pris soin de soustraire les parties soumises à l'expérience aux rayons directs du soleil.

I. — Entouré d'une feuille souple d'étain (étain à capsules), simplement repliée autour de lui et ne pouvant pas en conséquence empêcher les échanges gazeux avec l'extérieur, le bourgeon effeuillé a paru se trouver également dans des conditions déplorables. L'enveloppe, ouverte au bout de six jours, présentait la trace d'une grande humidité à l'intérieur ; le bourgeon était presque flétri et une écaille externe du sixième verticille présentait un épaissement cuticulaire atteignant 9 à 10 μ sur l'épiderme externe, 3 μ pour l'interne.

J. — Il est assez curieux de rapprocher ces résultats de ceux que j'ai obtenus en enduisant directement les bourgeons de différents vernis, tels que suif, colodion, paraffine. A vrai dire, ces résultats étaient à prévoir, surtout après les constatations de STAHL (1) sur les modifications d'une feuille recouverte de cire. Tous les bourgeons ainsi traités, même sans effeuillage préalable, sont morts rapidement, et l'on pouvait toujours observer un notable épaissement cuticulaire sur l'épiderme externe en contact avec le vernis, témoignant d'une réaction active avant la mort de l'organe.

K. — Une enveloppe de papier paraffiné imperméable à l'eau, mais translucide, disposée également de manière à permettre la circulation des gaz autour du bourgeon, n'a pas semblé, par contre, avoir d'influence néfaste sur la végétation. Elle était constituée par

(1) Stahl : *Bot. Zeitung*, 1894.

une feuille lâchement enroulée autour de l'axe et maintenue par un seul lien en dessous du bourgeon ; elle n'a été la cause en quinze jours d'aucune modification anatomique sensible.

L'interprétation des résultats de ces expériences ne semble à première vue ni facile ni certaine ; aussi aurai-je soin de conserver le caractère hypothétique aux conclusions qu'il semble permis d'en tirer. De la comparaison des différents modes d'enveloppement expérimentés, il résulte clairement que les plus néfastes sont le tube de verre hermétiquement clos, la feuille d'étain et les différents vernis. Or, la fermeture hermétique paraît avoir eu pour conséquence de placer le bourgeon dans une atmosphère confinée, que le tissu végétal a eu vite fait de saturer d'humidité, ce qui, une fois les premières gouttes d'eau exsudées, avait pour conséquence d'empêcher ultérieurement la transpiration ; une gêne possible dans les échanges gazeux de la petite portion du végétal ainsi enfermée n'aurait pas amené des réactions aussi rapides, et d'ailleurs les tissus pouvaient être suffisamment nourris par le reste du végétal. Dans la feuille d'étain, on a obtenu une suppression complète de la lumière, or, les relations de celles-ci avec la transpiration sont bien connues (1) ; j'en trouve une nouvelle preuve dans l'inocuité à peu près complète de la feuille de papier imperméable translucide.

Les différents vernis, enfin, suppriment purement et simplement la transpiration en s'opposant mécaniquement à la sortie de l'eau.

Par l'épaississement de sa cuticule extérieure, le végétal semble donc avoir essayé d'empêcher l'arrivée à la surface libre extérieure d'une eau qui ne pouvait plus s'éliminer suffisamment par évaporation, et les tissus ne sont morts qu'après avoir épuisé ce moyen de défense, qui n'était en somme qu'un essai de retard de la végétation en attendant le retour de conditions extérieures favorables.

Ainsi se trouve confirmée l'opinion de nombreux biologistes de notre époque, opinion dont on peut voir le résumé dans l'ouvrage de M. COSTANTIN (2) : un des moyens de protection les

(1) Wiesner : *Untersuchen ueber den Einfluss des Lichts und der strahlenden Wärme auf die Transpiration des Pflanzen* (Ber. W. 1877).

(2) Costantin. *Loc. cit.*

plus efficaces des végétaux contre la rigueur de la saison est de supprimer à peu près complètement la transpiration ; c'est à quoi répondent la caducité des feuilles et l'absence de stomates sur les écailles extérieures des bourgeons. Nous y ajouterons l'épaississement cuticulaire extérieur sur les mêmes organes.

Essai d'application. — Espérant tirer de ces observations un résultat pratique, j'ai essayé de réaliser un mode de protection artificielle des bourgeons de la Vigne, végétal très exposé dans nos pays aux méfaits des gelées printanières. Les bourgeons de la Vigne se produisent ordinairement pendant la période qui s'étend du 10 avril au 13 mai, mais les exemples de sinistres ont été observés jusqu'au 1^{er} juin. Il ne fallait donc pas songer à employer le mode de protection le meilleur, le coton cardé, qui n'eût pas résisté aux intempéries pendant un si grand laps de temps ; je me suis arrêté au papier imperméable et translucide que l'on trouve facilement dans le commerce et dont une expérience (K, p. 63) m'avait montré l'innocuité.

Les bourgeons de Vigne étaient simplement entourés d'une feuille de ce papier enroulée autour du rameau et serrée à une extrémité par un anneau de caoutchouc. Il faut tout d'abord reconnaître l'efficacité de ce mode de protection, car la Vigne où il fut essayé (1) résista aux atteintes de la gelée, et un certain nombre de témoins qui avaient été abandonnés à eux-mêmes furent détruits.

Malheureusement, le développement ultérieur du bourgeon se fait mal à l'intérieur de l'enveloppe. Les pousses, qui finissent par se faire jour entre les plis et à l'extrémité du papier dans la deuxième quinzaine de mai, paraissent manifestement étiolées : elles ont manqué de lumière malgré l'emploi de papier translucide, et, ce qui est plus grave, c'est que les effets de l'étiollement persistent longtemps après l'enlèvement des enveloppes, qui, dans ce cas, fut effectué le 1^{er} juin. A la récolte même, on a pu constater un moindre rendement sur les sarments provenant des pousses étiolées, en les comparant à celui des pieds protégés par les moyens habituels d'abri.

Si donc l'on voulait se servir du procédé que je viens de décrire,

(1) J'adresse à ce sujet mes plus vifs remerciements à MM. T. Droit et L. Droit, qui, à Châlons et à Leuharrée, ont bien voulu s'intéresser aux expériences relevées dans ce travail et en assurer notamment le contrôle journalier.

il conviendrait de lever les enveloppes du 10 au 15 mai avant que leur influence étiolante ait pu se faire sentir notablement. Dans ces conditions, il est clair que le risque de gelée ne serait pas totalement aboli, puisque des cas ont été observés d'accidents postérieurs à cette date, mais, vu la rareté de ces cas, il deviendrait extrêmement minime.

Une autre objection tirée du surcroît excessif de main-d'œuvre qu'imposerait la mise en pratique de ce procédé est beaucoup moins sérieuse qu'elle ne le paraît à première vue : un simple essai montrera facilement quelle est la grande quantité de ces enveloppes qui peuvent être posées, en un temps relativement court, par des mains tant soit peu exercées.

L'objection tirée de la diminution du rendement est autrement importante en pratique, et c'est probablement ce qui empêchera ce procédé, à moins de transformations convenables, d'être employé sur une grande échelle en viticulture.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Il résulte des quelques études précédentes que les organes dits de protection qui entourent à la base les bourgeons floraux ou foliaires remplissent le plus souvent un autre rôle que celui d'une simple défense contre les intempéries. Ainsi que je l'ai montré par expérience, l'assimilation des bractées de l'involucre de l'*Eryngium campestre*, par exemple, contribue à la nutrition ultérieure des fleurs et des fruits formés sur le capitule. L'involucre étant supprimé, on constate en effet que les fruits et les graines sont notablement plus petits et plus mal formés, et que le pouvoir germinatif moyen de celles-ci est notablement diminué. Il en est de même et dans une certaine mesure pour les enveloppes de l'inflorescence des *Dipsacus*, *Knautia*, *Scabiosa*, etc.

Pour les bourgeons des arbres, sur lesquels, à la suite d'une remarque de M. Grüss, j'ai établi plusieurs séries d'expériences, d'où il résulte que les écailles extérieures paraissent avoir pour rôle principal de protéger le reste du bourgeon contre une trop forte transpiration pendant la mauvaise saison.

L'étude de la structure des pièces du calicule des *Malvacées*, dont j'ai démontré la nature foliaire et des sépales les plus petits des *Helianthemum*, dont j'ai établi la nature stipulaire, montre que ces organes doivent contribuer dans une certaine mesure à la nutrition des autres parties de la fleur, les tissus assimilateurs de ces pièces florales étant relativement plus développés que dans les organes plus internes, les sépales par exemple.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Abréviations

- A. bot. — Annales des Sciences naturelles, botanique.
Ber. bot. — Berichte der deutschen botanischen Gesellschafts.
Ber. W. — Berichte der Wiener Akademie.
Bot. C. — Bot. Centralblatt.
Bot. Ztg. — Botanische Zeitung.
B. Soc. Bot. — Bulletin de la Société botanique de France.
C. R. — Comptes-rendus de l'Académie des Sciences.
R. gén. bot. — Revue générale de Botanique.

Ouvrages

- BAILLON. — *Histoire des Plantes*. Paris, Hachette. 1875.
BARANETSKY. — *Ueber den Einfluss einiger Bedingungen auf die Transpiration der Pflanzen*. (Bot. Ztg., 1872.)
BONNIER (Gaston). — *Influence de la lumière électrique continue sur la forme et la structure des plantes*. (R. gén. bot., 1895.)
BONNIER (Gaston) et LECLERC DU SABLON. — *Cours de Bot.* Paris, 1905.
CLOS. — *Considérations sur la nature du prétendu calicule ou involucre des Malvacées*. (B. Soc. bot., t. I. 1854.)
ID. — *Du stipulium chez les Géraniacées, les Cistées, etc.* (B. Soc. bot., t. II.)
ID. — *Calice des Cistinées*. (B. Soc. bot., t. IX.)
COLOMB. — *Étude anatomique des stipules*. (B. Soc. bot., t. XXXIII. 1886.)
COSSON et GERMAIN SAINT-PIERRE. — *Flore des environs de Paris*. 1861.
COSTANTIN. — *Végétaux et milieux cosmiques*. Paris, Alcan.
DANIEL. — *Recherches anatomiques et physiologiques sur les bractées de l'involucre des Composées*. Thèse, Paris, 1890.
DECAISNE. — *Sur le genre Eryngium*. (B. Soc. bot., t. XX. 1873.)
DUFOUR (Léon). — *Influence de la lumière sur les stomates des feuilles*. (B. Soc. Bot., t. XXXII. 1885.)
ID. — *Influence de la lumière sur la structure des feuilles* (B. Soc. Bot., t. XXXIII. 1886.)
EBERT Oscar. — *Ueber das Palissadenparenchym*. (Ber. Bot., 1888.)
ENGLER et PRANTL. — *Die natürlichen Pflanzen familien*. III. Teil. Abteilung 6, 7, 8.

GÉNEAU DE LAMARLIÈRE. — *Recherches morphologiques et physiologiques sur la famille des Ombellifères*. Thèse, Paris, 1893.

GRÜSS. — *Les écailles gemmales des Conifères et leur adaptation au climat*. Thèse, Berlin, 1885.

HABERLANDT. — *Ueber das Assimilationssystem*. (Ber. bot., Jahrg V. Heft 6.)

JOST. — *Einfluss des Lichtes auf das Knospentreiben der Rothbuche*. (Ber. bot., 1894.)

LALOY. — *Parasitisme et mutualisme dans la nature*. Paris, Alcan.

LOTHÉLIER. — *Sur les piquants de quelques plantes*. (B. Soc. Bot., t. XXXV.)

Id. — *Influence de l'état hygrométrique sur la production des piquants*. (B. Soc. bot., t. XXXVII et XL. 1888-1893.)

MOLLIARD. — *Influence de la concentration des solutions sucrées sur le développement des piquants chez l'Ulex européens*. (C. R. 10 nov. 1907.)

Id. — *Action morphogénique de quelques substances organiques sur les végétaux supérieurs*. (R. g. bot., t. XIX, 1897.)

MOYNIER DE VILLEPOIX. — *Canaux sécréteurs des Ombellifères*. (B. Soc. bot., t. XXV. 1878.)

PALLADINE. — *Transpiration als Ursache der Förmänderung etiolothen Pflanzen*. (Ber. bot. 1890.)

PICK. — *Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestalt und Orientirung der Zellen des Assimilationsgewebes*. (Bot. C. 1882.)

PLANCHON J. E. — *Observations sur les Cistinées*. (B. Soc. Bot., t. IX. 1862.)

ROUY ET FOUCAULD. — *Flore de France*. 1895.

SOLEREDER. — *Systematische Anatomie der Dycotyledonens*. 1899.

STAHL. — *Ueber den Einfluss des Lichtintensität auf structur und Anordnung des Assimilations parenchym*. (Bot. Ztg. 1880. N° 51.)

VAN TIEGHEM. — *Feuilles assimilatrices et inflorescence*. (B. Soc. Bot., t. XXXI. 1884.)

Id. — *Traité de botanique*. 1884.

WIESNER. — *Untersuchen ueber den Einfluss des Lichts und der Strahlenden Wärme auf die Transpiration der Pflanzen*. (Ber. W. 1877.)

WILLKOMM. — *Icones et Descriptiones Plantarum* (Leipzig, 1856.)

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	5
CHAPITRE PREMIER. — Involucres de quelques capitules.	7
CHAPITRE II. — Les Calicules	39
CHAPITRE III. — Écailles extérieures de quelques bourgeons	39
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	67
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	69

Vu et approuvé :

Paris, le 12 Février 1908.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Paul APPELL.

Vu et permis d'imprimer :

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

L. LIARD.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

GÉOLOGIE. — Les reliefs volcaniques en Auvergne. — Circonstances qui ont présidé à leur genèse et à leur répartition.

ZOOLOGIE. — Les Nématodes : organisation, reproduction, principales espèces parasites de l'Homme.

Vu et approuvé :

Paris, le 12 Février 1908.

Le Doyen de la Faculté des Sciences.

Paul APPELL.

Vu et permis d'imprimer :

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

L. LIARD.

LILLE. — IMPRIMERIE LE BIGOT FRÈRES.
